Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus *(Acomys)* und Wanderratte *(Rattus norvegicus)*

Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren

Von Fritz Dieterlen

Eingang des Ms. 8. 8. 1962

TEIL I

1. Einleitung

Überblickt man die Ordnungen der Placentalia oder die Unterordnungen der Rodentia auf den Reifegrad ihrer Jungen bei der Geburt, so fällt bei den meisten eine erstaunliche Einheitlichkeit auf — eine Tatsache, die von Benazzi (1933) und Portmann (1938) klar herausgestellt worden ist. Die Einteilung in zwei sog. Ontogenesetypen — Nesthocker und Nestflüchter[1] (Abb. 1) — ist als weithin gültiges Schema zu verstehen, in das aber einige größere systematische Gruppen nur mit Einschränkungen einzuordnen sind (s. Teil II). Ein Überblick über die Ontogenesetypen bei Wirbeltieren findet sich bei Starck (1955).

Der *Nesthocker* wird in der Regel nach relativ kurzer Tragzeit in einem verhältnismäßig großen Wurf, unbehaart, mit mehr oder weniger verschlossenen Fernsinnesorganen und unfähig zu normaler Fortbewegung geboren. Wenige bis mehrere Wochen ist er auf Ernährung und Wärmung durch das Muttertier angewiesen.

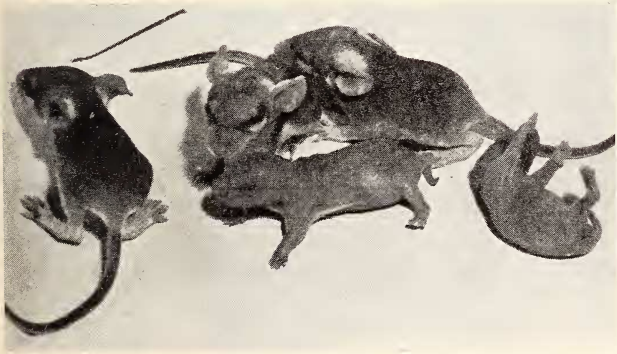

Abb. 1. Stachelmäuse *(dimidiatus)* und Wanderratten am ersten Lebenstag. Ontogenetisch 38 bzw. 22 Tage alt

Entsprechend seiner langen Tragzeit kommt der *Nestflüchter* allein oder mit wenigen Geschwistern, behaart, mit funktionstüchtigen Sinnesorganen zur Welt — meistens schon ein verkleinertes Abbild der Alten. Sehr schnell beherrscht er die Fortbewegung, bedarf kaum einer Wärmung und ist relativ kurze Zeit auf Ernährung durch die Eltern angewiesen.

Nesthocker erreichen verhältnismäßig spät, Nestflüchter relativ früh einen Grad potentieller Unabhängigkeit von den Elterntieren. Die Einteilung verliert aber ihre Gültigkeit für die Dauer des Zusammenhalts oder die Anhänglichkeit der Jungen an die Mutter oder Eltern, denn viele Nestflüchter hängen lange den Alten an.

Die zwei Ontogenesetypen sind auch von anderen Seiten her klar zu definieren, so in der Vermehrungszahl des Gehirns (Portmann 1942, Wirz 1954) oder im Reifegrad des cerebralen Fermentmusters der Succinodehydrogenase (Knolle 1959).

[1] Die Bezeichnungen haben sich so eingebürgert, daß man sie schon mangels besserer Ausdrücke beibehalten sollte, wenngleich „Nestflüchter" die Tatsachen nicht richtig wiedergibt.

SMITHSONIAN INSTITUTION AUG 13 1963

In dieser Einheitlichkeit der systematischen Gruppen gibt es nur verschwindend wenige Ausnahmen, deren bekannteste die nestflüchtende Gattung *Lepus* innerhalb der nesthockenden Lagomorpha ist. Keine dieser Ausnahmen, es handelt sich jedesmal um *Nestflüchter unter Nesthockern,* ist bisher, offenbar aus Mangel an Material, einem genaueren ontogenetischen Vergleich mit ihrer näheren so andersartigen Verwandtschaft unterzogen worden.

Die Entdeckung der ontogenetischen Besonderheit von *Acomys* (Murinae) innerhalb der Muriden, der Besitz und die gute Züchtbarkeit von 2 Arten[2], die geringe, aber deutliche Unterschiede in Tragzeit und Reifegrad der Jungen aufweisen (Dieterlen 1961, 1963), kamen mir für solche Untersuchung sehr entgegen. Zum Vergleich wählte ich die derselben Unterfamilie angehörende durch Henneberg (1937) in ihrer Embryonalentwicklung bestens bekannte Wanderratte *(Rattus norvegicus* Berkenhout). Vor allem wollte ich die Foetalstadien korrelieren und zu der von Portmann (z. B. 1942) mehrfach geäußerten Feststellung, daß der Nestflüchter intrauterin das Nesthockerstadium durchläuft, untersuchen, *wann* und *wie* das geschieht.

Der Art des Themas entsprechend sind die Beschreibungen nur so ausgeführt, um die Entwicklungsstufe zu charakterisieren. So können sie nur als eine grob umrissene Normentafel der letzten zwei Drittel der Embryonalentwicklung bezeichnet werden.

Außer der Wanderratte ist auch von anderen Nagern die foetale Entwicklung beschrieben worden, so z. B. vom Ziesel (Völker 1922), vom Meerschweinchen (Scott 1937) und vom Goldhamster (Boyer 1953; u. a.).

Dank für Unterstützung sage ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft und Herrn Prof. O. Koehler. Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes danke ich Herrn Prof. B. Hassenstein, für freundliche Durchsicht des Manuskriptes Herrn Prof. D. Starck.

2. Tiere und Methode

Die allermeisten Stachelmaus-Embryonen stammen von der in SW-Asien und NO-Afrika vorkommenden *A. c. dimidiatus,* ein kleiner Teil von der auf Kreta heimischen *A. minous.* — Da die Stachelmaus-♀♀ am Nachmittag oder Abend, der auf die in den Nachmitternachts- oder Morgenstunden stattfindende Geburt folgt (Dieterlen 1962), regelmäßig brünstig werden, ist es leicht, den Paarungstermin und damit das Alter der Feten festzulegen. In seltenen Fällen setzt die Brunst erst am Nachmittag des nächsten auf die Geburt folgenden Tages ein. Ist der post-partum-Oestrus unfruchtbar geblieben, wiederholt er sich nach 8 bis 15, durchschnittlich 11 Tagen. Für Beschreibungen kamen nur Embryonen in Frage, deren Alter genau bekannt war. Die meisten Paarungen finden zwischen 17 und 24 Uhr statt. Als mittleren Befruchtungstermin nehme ich allgemein 24 Uhr, was mit einer Schwankungsbreite von wenigen Stunden auch zutreffen dürfte. Eine längere Verzögerung der Befruchtung ist unwahrscheinlich, da die Uteri von drei Tage nach der Paarung getöteten ♀♀ schon sichtbar trächtig waren.

Die ♀♀ wurden jeweils mit Chloroform getötet, sofort danach die Feten herausgeholt, gemessen usw. und in 70prozentigem Alkohol konserviert. Bei der späteren sukzessiven Untersuchung aller Stadien wiederholte ich die Messungen und stellte Veränderungen nur an den Nabelschnüren fest, die durch Schrumpfung etwas kürzer geworden waren.

[2] Während der Drucklegung dieser Arbeit hat sich herausgestellt, daß die Kreta-Stachelmaus, *A. minous,* eine eigene Art ist, nachdem F-[1]-Bastarde mit *A. cahirinus dimidiatus* sich nicht untereinander fortgepflanzt hatten und Herr Prof. R. Matthey, Lausanne, dem hier schon herzlich gedankt sei, nachweisen konnte, daß sich die beiden Formen im Karotyp eindeutig unterscheiden. Auch die Cypern-Stachelmaus *(A. nesiotes)* ist eine eigene Art (Zahavi und Wahrman 1956).

Untersucht wurden von *Acomys* 68 Embryonen (darunter 13 von *minous)* aus 26 ♀♀ und 20 sicher bekannten Tagesstadien (3 von *minous),* ferner viele Neugeborene und weitere Postnatalstadien. — Von *Rattus* standen mehr als 30 Feten aus 5 ♀♀ und 4 Tagesstadien zwischen dem 14. und 22. Embryonaltag zur Verfügung. Ihr Alter bestimmte ich nach Henneberg (1937). Zu einigen Vergleichen dienten mir noch 3 Fetalstadien von *Mus musculus.*

Tabelle 1

Die für Untersuchungen und Beschreibungen verwendeten Feten von Acomys

Datum	Alter	Anzahl	Bemerkungen
25. 6. 62	13,21	3	*minous* + 1 resorbierter
26. 4. 61	15,05	4	
4. 3. 61	17,12	3	
20. 6. 62	18,18	3	*minous* + 2 resorbierte
4. 3. 61	19,13	3	
18. 3. 62	21,17	2	
18. 3. 62	22,16	4	
27. 2. 61	23,15	3	
7. 7. 62	23,15	3	*minous*
28. 3. 62	ca. 24,12	1	*minous*
28. 3. 62	ca. 22–24	2	*minous*
7. 2. 62	25,11	1	
2. 3. 62	26,11	3	
5. 2. 62	27,11	4	
17. 3. 62	28,09	2	
7. 2. 62	29,09	4	
22. 2. 61	30,15	4	
3. 3. 62	31,10	1	
28. 3. 62	30–31	1	*minous*
4. 3. 62	32,13	3	
11. 7. 60	ca. 32,10	1	Frühgeburt
28. 2. 61	33,10	3	
27. 2. 61	33–34	3	
22. 2. 61	35,16	3	
3. 5. 62	36,00	2	+ 1 resorbierter
27. 2. 61	35–36	2	

13,21 z. B. bedeutet, daß das betreffende Stadium 13 Tage und 21 Stunden alt ist. Wenn nicht anders angegeben, handelt es sich immer um *dimidiatus*-Feten

Beschrieben werden 19 Tagesstadien, davon 3 von *minous* (Tab. 1), die besonders gekennzeichnet sind, da *minous* seinem schnelleren Entwicklungstempo entsprechend, sich altersmäßig nicht zwischen die *dimidiatus-Stadien* einordnen läßt.

Mit dem Binokular untersuchte ich die Körperform und alle äußerlich sichtbaren Merkmale wie Auge, Ohr, Nase, Mund, Genitalien, Integument und Extremitäten. Alles zusammen bietet genügend Anhaltspunkte zur genauen Charakterisierung der Entwicklungsstufe. Histologisch arbeitete ich nicht.

Da die Entwicklung gleichaltriger Embryonen variieren kann (S. 199), beschrieb ich das jeweilige Stadium erst nach Untersuchungen aller zugehörigen Feten. Als Vorlage dienten die Darstellungen Hennebergs (1937).

3. Die Ontogenese von *Acomys*

A. Die morphologische Entwicklung vom 14. bis 38. Embryonaltag
Beschreibung der einzelnen Tagesstadien

Alter *13,21,* 30–33 Ursegmente, Gr. Länge 0,5 cm, *minous.*

Allg. Körperform: Stark spiralig eingekrümmt; die linke Seite des Schwanzteiles liegt an der rechten Großhirnhemisphäre. Scheitelhöcker sehr ausgeprägt, dahinter Nackenbeuge. Zweiter Kiemenbogen vollständig angelegt, der dritte bei fortgeschrittenen Exemplaren deutlich, bei andern erst in der Anlage. Das Riechfeld ist schon als flache ovale Grube angelegt. — Großhirnhemisphären blasig aufgetrieben, deutlich geteilt. Vom *Auge* ist das Linsengrübchen weit und offen. — *Extremitäten:* Die Vorderbeinknospe ist angelegt, die Wölbung der Hinterbeinknospe ist nur beim weitesten Stadium zu sehen. Vom kaudalen Ende der Vorderbeinknospe bis zum Schwanzende sind es 20 Ursegmente.

(Gemessen an der etwa gleichen Zahl von Ursegmenten wie das 15,05-Stadium von *dimidiatus* ist dieses Stadium in den andern Merkmalen zurück, es entspricht etwa dem *Rattus*-Stadium 11,13—11,19, während 15,05 dem *Rattus*-Stadium 12,12 entspricht [vgl. S. 204]).

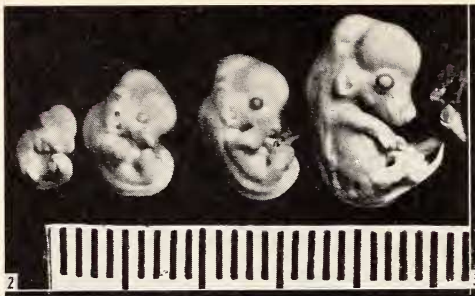

Abb. 2. Stachelmäuse *(dimidiatus)*-Embryonalstadien von links 15,05, 17,12, 19,13 und 21,17. Maßstab in Millimeter unterteilt. — *Abb. 3.* Stachelmäuse *(dimidiatus)*-Embryonalstadien 22,16, 23,15, 25,11 und 26,11. — *Abb. 4.* Stachelmäuse *(dimidiatus)*-Embryonalstadien 27,11 28,09, 29,09 und 30,15

Alter *15,05*, 30—35 Ursegmente, Gr. Länge 0,55 cm (Abb. 2, 11 a).

Allg. Körperform: Krümmung wie beim vorigen Stadium. Oberkieferfortsatz, 1. und 2. Kiemenbogen treten deutlich modelliert hervor. 3. Kiemenbogen rückgebildet, kaum mehr zu sehen. *Auge:* Linsengrübchen fast geschlossen. *Ohr:* Gehörgrübchen schön sichtbar. Es liegt hinter dem 2. Kiemenbogen, von diesem aber durch eine Furche getrennt.

Extremitäten: Vorderbeinknospe schon ausgeprägt; von ihrem kaudalen Rand bis zum kranialen Rand der in Wölbung begriffenen Hinterbeinknospe sind es 12 Ursegmente.

Alter *17,12*, 47—49 Ursegmente, Scheitel-Steiß-Länge = SSL (über den Rücken gemessen) 0,95 cm (Abb. 2, 11 a, b).

Allg. Körperform: Der Embryo hat sich ziemlich gestreckt. Fast gerade Strecke von der Nackenbeuge bis zur Mitte zwischen den Extremitäten[3]. Der Scheitelhöcker ist sehr stark ausgeprägt. Der sehr lange Schwanz endet an der Mundbucht. Die Kiemenfurchen sind fast verschwunden. Tiefe Fossa angularis. Der Bulbus des *Auges* ragt stark hervor, z. T. schon Pigment gebildet. Die *Nasen*partie beginnt sich abzusetzen. Durch die die Großhirnhälften trennende Vertiefung, die bis zur Mundbucht zieht, wird auch die Nase in zwei Hälften geteilt. Nasenschlitze lang und schmal, jetzt näher beieinander. *Integument:* Früheste Anlage der Schnurrhaarhöcker. Endplatte der vorderen *Extremität* ganz deutlich, noch keine Fingerstrahlen zu erkennen, hintere Endplatte fast ausgebildet. Geringer Unterschied in der Ausbildung von vorderer und hinterer Extremität (vgl. letztes Stadium!), zwischen beiden 14—15 Ursegmente.

Alter *18,18*, Ursegmente nicht mehr zählbar, SSL. 1,4 cm *minous* (Abb. 8 a).

Allg. Körperform: Ursegmente noch andeutungsweise zu erkennen. Körper stärker gestreckt. Nackenbeuge ist noch vorhanden. Der Scheitelhöcker ist relativ kleiner geworden, weil die Großhirnhemisphären sehr gewachsen sind. Der Kopf hat sich von der Brust noch nicht abgehoben. Trotzdem der Körper an Volumen zugenommen hat, ist das stark angestiegene Kopfvolumen mindestens ebenso groß. Der Schwanz ist relativ kürzer. Sein Ende liegt etwas nach rechts eingerollt an der rechten Schnauzenpartie. *Auge:* großer Bulbus, in der Form zwischen quadratisch und rund. Überall an den Rändern hat sich graubraunes Pigment gebildet. *Ohr:* Es hat sich eine große primitive Scapha entwickelt, die teilweise schon die Tendenz zeigt, nach vorn zu wachsen. *Nase:* Nasenpartie abgesetzt. Die Öffnungen liegen noch sehr weit auseinander, es sind zweischenklige Schlitze. *Integument:* Die abdominale Milchleiste ist ganz deutlich. An der Basis der Vorder- und Hinterbeinknospe ist ein einfacher runder Milchhöcker erkennbar. Fünf Längsreihen von Schnurrhaaranlagen sind an der Schnauze zu erkennen. Die obersten zwei haben 3—4, die unteren drei 6—7 ausgebildete Höcker. Die neugebildeten Colliculi piliferi supraorbitales, zygomatici und angulares treten modelliert hervor. *Extremitäten:* Hintere E. stark gewachsen und länger als die vordere. An den Rändern der Endplatten zwischen den Finger- und Zehenstrahlen haben sich 5 stumpfe Winkel ausgebildet.

[3] Die Fähigkeit des Körpers zur Streckung kommt in der Fruchtblase natürlich weniger zur Geltung als nach dem Herauslösen des Embryos.

Alter *19,13*, SSL. 1,15 cm (Abb. 2, 8 a).

Allg. Körperform: Ursegmente sind nicht mehr zu sehen. Die Embryonen sind kleiner und etwas weniger weit entwickelt als die des 18,18-Stadiums *(minous)*. Die Enden des Schwanzes haben sich von links her um den Knäuel des „physiologischen Nabelbruches" gewunden. Die Segmentierung ist im Schwanz noch zu erkennen. *Auge:* Wie im Stadium 18,18. *Ohr:* primitive Scapha etwas kleiner als im 18,18-Stadium. *Integument:* Höcker der Schnurrhaaranlagen sind erst in der Bildung begriffen. Die bei 18,18 genannten Colliculi sind auch hier ausgebildet. *Extremitäten:* An den Endplatten von Hand und Fuß sind die Strahlen sichtbar geworden.

Alter *21,17*, SSL. 1,60 cm (Abb. 2, 8a)

Allg. Körperform: Streckung ist kaum fortgeschritten. Der Kopf hat sich etwas von der Brust abgehoben. Nackenbeuge und Scheitelhöcker sind fast ganz geschwunden. Das Kopfvolumen ist wohl größer als das des Körpers. Es hat sich eine richtige Schnauze gebildet. Der Schwanz hat sich vom Körper abgehoben und steht fast 90 Grad auf ihm. *Auge:* Durchmesser 1 mm. Unterm Auge keine Rinne mehr. *Ohr:* Die primitive Scapha hat etwa die Hälfte des Ohrbezirks nach vorn überlappt. Die *Nase* ist nicht mehr so breit. Die Löcher scheinen geschlossen zu sein. *Mund:* Es hat sich ein richtiger Unterkiefer gebildet. Mund halb offen, die Zunge schaut etwas heraus. *Integument:* Die Körperhaut hat jetzt überall schwache Furchen und Felderungen. Die Milchleiste ist zu sehen, die Milchhöcker kaum noch. Die Papillen der Schnurrhaare sind relativ kleiner und nur undeutlich zu erkennen. Am Rand von Ober- und Unterlippe befinden sich viele kleine Papillen, am Vorderfuß jetzt ein Coll. pilif. ulnaris. *Extremitäten:* Vorder- und Hinterbein stark gewachsen. Finger fast schon ganz voneinander getrennt, die Strahlen des Fußes aber sind erst durch 5 stumpfe Winkel geschieden.

Alter *22,16*, SSL 1,70 cm (Abb. 3, 11b, c)

Allg. Körperform: Zum vorigen Stadium kaum eine Veränderung. Kopf nicht weiter abgehoben. Wölbung der Großhirnhemisphären ist ziemlich zurückgegangen. Schwanz steht 80^0 vom Körper weg. Die *Augen* beginnen sich zu schließen (vgl. S. 201), wobei das untere Lid stärker nach oben wächst als das obere nach unten. *Ohr:* Die primitive Scapha ist nach vorn kaum gewachsen. Die Umschlagregion hat sich aber nach hinten ausgebuchtet. *Mund:* Dadurch, daß der Unterkiefer stark gewachsen ist, hat sich die Mundöffnung, aus der noch die Zunge herausschaut, verkleinert. *Integument:* Auf der rechten Kopfseite z. B. sind die einzelnen Schnurrhaarpapillen noch deutlich zu unterscheiden; links dagegen sind kaum differenzierte Furchen zu sehen. Gesamte Körperhaut weiterhin etwas furchig. Überall an Kopf und Körper haben sich in etwa gleichmäßigen Abständen Haar-Papillen gebildet. *Extremitäten:* Am Hinterfuß ist die Zehenbildung etwas fortgeschritten.

Alter *23,15*, SSL. 2,20 cm (Abb. 3, 8b)

Allg. Körperform: Kopf wenig von der Brust abgehoben. Der Schädel ist nicht mehr in Höcker und Wölbungen geteilt, wirkt jetzt ganz einheitlich. Der Schwanz liegt dem Bauch wieder fast an, seine Spitze an der Basis des Vorderfußes. Die starke Abknickung vom Hirnschädel zur Schnauzenpartie ist erheblich zurückgegangen. Die *Augen* sind noch nicht bei allen geschlossen. *Ohr:* Die umgeklappte Scapha hat schon fast den Rand der vorderen Ohröffnung erreicht. Mund jetzt fast geschlossen. *Integument:* Die Körperhaut ist wieder glatt. Die Schnurrhaarpapillen treten wieder deutlich hervor; aus der Hälfte von ihnen wachsen bereits die Tasthaare, und zwar sind die hinteren (kranialen) der vier oberen Reihen am weitesten fortgeschritten. Auch am Coll. pil. supraorb. sproßt ein Haar, an den oberen Colliculi noch nicht. Die Papillen auf dem Körper haben sich verkleinert und vermehrt. An den äußeren *Genitalien* ist das Geschlecht noch nicht zu unterscheiden. *Extremitäten:* An der Hand sind die Nagelglieder ganz deutlich, an den Handflächen einige Tuberkel klar ausgebildet. Der Fuß ist jetzt klar zu unterscheiden. Zehen samt Nagelglied deutlich und getrennt.

Alter *23,15*, SSL. 2,5 cm, *minous* (Abb. 8b)

Allg. Körperform: Der Kopf ist glatt geformt und rund. Die Schnauze geht fast geradlinig in den Kopf über. Die *Augenlider* sind bei allen vollständig verwachsen. *Ohr:* Die Scapha hat den vorderen Ohrrand erreicht und ist mit ihm verwachsen. *Genitalien:* Der Phallus steht senkrecht auf der Körperoberfläche. (Weiteres siehe nächstes Stadium.)

Alter *25,11*, SSL. 2,6 cm (Abb. 3, 8 b)

Körperform: Glatt geformter Kopf jetzt etwa 40 bis 50^0 von der Brust abgehoben. Schwanz senkrecht abstehend. Auch der bisher noch eingekrümmte Hinterleib hat sich etwas gestreckt. Die *Augenlider* sind noch nicht völlig verwachsen. *Ohr:* Am vorderen Ohrrand läßt die Scapha nur noch einen winzigen Spalt frei. *Genitalorgane:* Phallus steht senkrecht auf der Körperoberfläche, beim Männchen schon Scrotumbildung auf der Regio perineophallica — keine Mammaranlagen mehr. Geschlecht also klar zu unterscheiden. *Integument:* Der Hautsack wird etwas weiter und bildet stellenweise Falten, so besonders unterhalb des Nackens, in der Inguinalgegend und am Bauch. Die zwei oberen Reihen der Schnurrhaare haben je etwa 5, die drei unteren je etwa 10 Papillen. Jetzt ist auch der Coll. pilif. submentalis aufgetreten. Die Haarpapillen stehen am Körper, besonders auf der Rückenseite, immer dichter, sogar auf den

verwachsenen Augenlidern und deren Rändern sitzen Papillen, nicht aber auf der Ohrscapha. *Extremitäten:* Finger und Zehen mit den überdeutlich abgesetzten Nagelgliedern sind nicht verwachsen. (Dieses Stadium stimmt mit dem 23,15 von *minous* weitgehend überein.)

Alter *26,11,* SSL. 2,8 cm (Abb. 3)

Allg. Körperform: Kopf jetzt 70 bis 80° von der Brust abgehoben. Bauchseite vom Hals bis zur Schwanzbasis in einer Geraden verlaufend; was schon im vorigen Stadium angedeutet war, sieht man jetzt besser: es bilden sich die Rippen und die Schädelknochen. Die Scapha deckt jetzt die ganze *Ohr*grube. *Auge:* Die Lider sind jetzt in Höhe von etwa 50° „nördlich des Augenäquators" ganz verwachsen. *Integument:* Die Faltenbildung an Körperseiten und Hals ist etwas fortgeschritten. In der Beuge von Vorder- und Hinterbein sind bei den Weibchen Milchhöcker zu sehen. Bei den Männchen unter der Achsel nichts mehr, in der Inguinalregion zwei weiße Pünktchen. *Äußere Genitalia:* Bei Männchen Scrotumbildung. Am Phallus kein Geschlechtsunterschied. Glanz ragt schwach hervor. *Extremitäten:* Wie oben; eine Schwanzringstruktur ist noch nicht zu sehen.

Alter *27,11,* SSL. 2,9 cm (Abb. 4)

Allg. Körperform: Körper noch etwas gestreckt. Kopf steht jetzt 90° zur Brust. Auf jeder Kopfseite ist die Schnurrhaarregion durch eine tiefe Furche abgesetzt. *Ohr:* Die Verwachsung der Scapha beginnt sich wieder zu lösen. *Integument:* Am Bauch jetzt tiefere Falten. Die Haut wird dicker, Rippen nicht mehr zu sehen. Haaranlagen stehen jetzt ganz dicht am ganzen Körper. Die 4 längsten Schnurrhaare auf jeder Seite sind etwa 3 mm lang. Aus dem oberen Gipfel des Coll. pil. supraorb. sproßt ein etwa 1 mm, aus dem unteren ein etwa 0,5 mm langes Tasthaar. Äußere *Genitalia:* Der Phallus steht bei den ♂♂ aufrechter (zeigt etwa 40° nach hinten) als bei den ♀♀. *Extremitäten:* Finger- und Zehennägel haben sich gebildet. Unterarm und Unterschenkel sind dicker geworden, wodurch Hand und Fuß nicht mehr so riesig wirken wie in den letzten beiden Stadien. „Handlinien" in Fingern und Zehen. Schwanzringstruktur vorhanden.

Alter *28,09,* SSL. 3,1 cm (Abb. 4)

Außer der Größenzunahme im wesentlichen wie oben.

Alter *29,09,* SSL. 3,5 cm (Abb. 4, 11c)

Allg. Körperform: Der Winkel zwischen Kopf und Brust beträgt jetzt gut 100°. Die Verwachsung der *Ohr*läppchen ist gelöst; sie beginnen sich zurückzulegen. *Integument:* An den Coll. pilif. zygomatici, angulares, submentales und den paarigen ulnares beginnen die Tasthaare zu sprießen. Die Körperhaaranlagen haben alle eine dem späteren Strich entsprechende längliche Form bekommen. *Extremitäten:* Finger- und Zehennägel verhornen schon und heben sich schön ab.

Alter *28,09,* SSL. 3,1 cm (Abb. 4)

Allg. Körperform: Während Körper- und Kopfvolumen bisher recht kontinuierlich zugenommen haben, haben sie jetzt einen Sprung getan: Der Fetus ist viel massiger geworden, was auch das folgende Stadium bestätigt. *Ohr:* Die zurückgeklappten Ohrläppchen sind sehr groß, beginnen sich zu strukturieren. Äußerer Gehörgang hat sich noch nicht gebildet. *Integument:* Bei den ♀♀ sind die sechs Zitzen gut ausgeprägt. Die Schnurrhaarpapillen haben sich eingesenkt. *Extremitäten:* Die Tuberkel von Hand und Fuß sind in Zahl und Ausbildung ziemlich komplett.

Alter *31,10,* Kopf-Rumpflänge 4,3 cm (Abb. 5)

Außer der Größenzunahme im wesentlichen wie voriges Stadium.

Alter *32,13,* KRL. 4,1 cm (Abb. 5)

Im wesentlichen wie in den vorigen Stadien.

Alter *33,10,* KRL. 4,7 cm (Abb. 5)

Wieder ein großer Schritt in der Zunahme des Volumens von Körper und Kopf, auch im Längenwachstum. Das Ohr ist ziemlich größer geworden. Noch keine Körperhaare. Etwa 140 Schwanzringe. Von Anlagen der Schneidezähne ist noch nichts zu sehen. Die Haut, die im Stadium 29,09 die spätere Ohröffnung glatt überspannte, ist jetzt etwas abgesunken zur Anlage des äußeren Gehörganges.

Alter *35,16,* KRL. 4,8 cm (Abb. 5)

Am hinteren Rücken, Kopf und Schwanz sind die ersten Haare aufgetreten. Am Rücken sind sie etwas borstiger als am Kopf. Körper und Kopf sind noch massiger geworden. Im Mund bricht eben die Schneidezahnanlage (noch ganz weich) durch die nach innen eingewölbte, undifferenzierte Unterlippe hindurch.

Alter *36,00,* KRL. 5,0 cm (Abb. 6)

Die Massigkeit hat noch etwas zugenommen. Das Ohr ist noch stark gewachsen. Der äußere Gehörgang hat sich nicht weiter vertieft. Untere Incisiven-Anlage ist etwas größer und härter geworden.

Ein kurzer Überblick über die Entwicklung der einzelnen Körperteile findet sich in Tab. 3.

Abb. 5. Stachelmäuse *(dimidiatus)*-Embryonalstadien 31,10, 32,13, 33,10 und 35,16

B. Die postnatale Entwicklung

Nach Ablauf von 37, häufiger 38 Tagen wird *A. c. dimidiatus* geboren. Die Jungen beider Stadien unterscheiden sich nur etwas in der Fell- und Augenentwicklung.

Alter *37,00 bis 38,00* (Abb. 6)

Körper nur noch etwas gewachsen. Massigkeit hat noch mehr zugenommen, ebenso die Pigmentbildung der Haut und das Haarwachstum. Die Augenlider der meisten Exemplare haben sich gelöst. Der äußere Gehörgang ist nur bei wenigen schon eingesenkt; dementsprechend sind noch kaum akustische Reaktionen zu erhalten. Die Tiere laufen schon kurze Strecken.

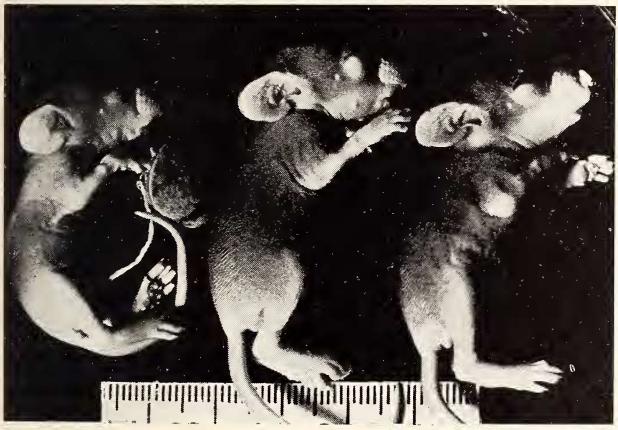

Abb. 6. Dimidiatus-Embryonalstadium 36,00, ein nach 37 und ganz rechts ein nach 38 Tagen geborenes Tier

Alter *38,00 bis 39,00* (+ 1) (Abb. 1 und 6)

Stacheln und Haare stark gewachsen. Fast alle Augen voll geöffnet. Äußerer Gehörgang eingesenkt. Hörvermögen nachweisbar. Fast alle sind voll lauf- und vielfach auch fluchtfähig.

Alter *39,00 bis 40,00* (+ 2)

Obere Incisiven sind bei den meisten durchgebrochen. Viele Putzbewegungen sind ausgereift.

Alter *42,00* (+ 4)

Die Jungen klettern schon ausgezeichnet.

Alter *44,00* (+ 6)

Erste selbständige Nahrungsaufnahme, erstes Erkunden der weiteren Umgebung.

Die Gewichtskurve in Abb. 7 zeigt einen sehr starken Anstieg sofort nach der Geburt und ein stärkeres Schwanzwachstum in den letzten Tagen der Embryonalzeit. Sonst verläuft das Schwanz- und besonders das KRL-Wachstum äußerst kontinuierlich.

C. Individuelle Variation der Embryonen in der Entwicklung einzelner Merkmale

Das Variieren des Entwicklungszustandes bei gleichaltrigen Embryonen ist häufig festzustellen. Manchmal kann der am meisten fortgeschrittene Embryo eines Tagesstadiums

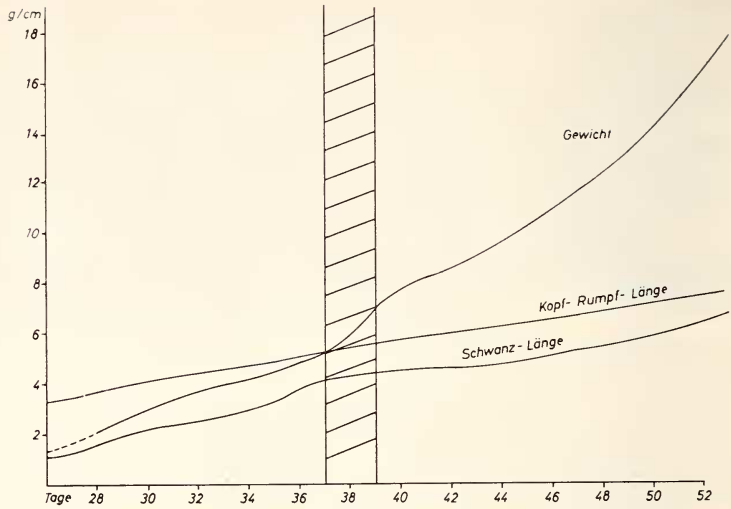

Abb. 7. Prä- und postnatale Entwicklung von Gewicht, Kopf-Rumpf- und Schwanz-Länge. Die schraffierte Säule gibt die Spanne des Geburtstermins an. Beachte den starken Gewichtszuwachs gleich nach der Geburt und das Schwanzwachstum in den letzten Embryonaltagen. Das Längenwachstum von Kopf-Rumpf und Schwanz ist im dargestellten Zeitabschnitt sehr kontinuierlich

in der Gesamtentwicklung gleich weit sein wie der letzte der um 24 Stunden älteren Feten.

Variationen der Stadien 15,05 und 17,12: Die Feten unterscheiden sich in der Ursegmentzahl. Die Größenunterschiede betragen bis zu 20 %. Die spiralige Krümmung aller Embryonen dagegen geht einheitlich nach rechts; auch bei der Ratte ist dies so (Henneberg 1937).

Die Streckung des Körpers zwischen 15,05 und 19,13 schwankt. Auffällig sind die verschiedenen Stellungen des Schwanzes zwischen 17,12 und 19,13. So liegt der Schwanz dem Kopf an, oder er ist weit nach vorn umgebogen oder macht eine halbe Windung um den Klumpen des physiologischen Nabelbruches. Es ist möglich, daß der Schwanz jedes Tieres in dieser Zeit die gleichen Lageveränderungen durchmacht und daß das Bild nur unklar ist, weil wenig gleichaltrige Feten zumal mit individuellen Entwicklungsunterschieden zur Verfügung stehen. — Zwischen den Stadien 19,13 und 21,17 variiert die Pigmentbildung des Auges, die im untern Teil des Organs zuletzt stattfindet. — Individuen, aber auch die einzelnen Kopfseiten unterscheiden sich zwischen 19,13 und 22,16 in der Entwicklung der Schnurr- und der übrigen Tasthaar-Papillen und im späteren Haarwachstum. Doch ist die Reihenfolge der Entwicklung immer gleich. — In der Ausbildung von Fingern und Zehen gibt es auch eindeutig individuelle Variationen. — Die Lösung des physiologischen Nabelbruches registrierte ich zwischen 23,15 und 25,11.

Beträchtlich variiert der Schluß der Augenlider, auch zwischen den Kopfseiten. Frühesten Augenschluß stellte ich beim Stadium 22,16, spätesten im 25,11-Stadium fest. — Ebenfalls drei Tage — 27,11 bis 30,15 — liegen zwischen erstem und letztem Termin von Lösung und Zurückklappen des verwachsen gewesenen Ohrläppchens.

D. Vergleich der Ontogenese von *A. c. dimidiatus* und *A. minous* (siehe auch S. 204)

Was sich an den wenigen Fetalstadien von *minous*, deren Alter genau bekannt ist (Tab. 1), schon andeutete, nämlich eine bis zum letzten Drittel der Tragzeit zuneh-

Tabelle 2

Embryonale und postembryonale Maße und Gewichte von *Acomys (dimidiatus)* und *Rattus*

	Acomys								*Rattus*				
O.T.	SSL	NSL	% SSL/NSL	KRL	SL	HfL	OL	Gew	SSL	KRL	SL	HfL	Gew.
13									1,50				0,11
14									1,45				0,17
15	0,75								1,50				0,30
16									1,80				0,50
17	0,95				0,40				2,80		0,70	0,40	1,00
18									3,20				1,60
19	1,15								4,00				2,60
20										4,80	1,30	0,70	4,00
21	1,60				0,40					5,00			4,70
22	1,70				0,70	0,30				5,40	1,80	0,80	5,00
23	2,20				0,80	0,40							5,80
24													
25	2,60	1,50	58 %	3,20	1,10	0,55							
26	2,80	1,80	64 %	3,20	1,20	0,55				6,50	2,30		11,5
27	2,90	2,30	75 %	3,70	1,40	0,70							
28	3,10	1,70	55 %	3,60	1,50	0,70		2,0					
29	3,50	2,40	69 %	4,00	1,70	0,80				7,00	2,80	1,40	16,0
30	3,60	4,20	116 %	4,00	2,40	1,10	0,60	3,0					
31	4,00	4,10	102 %	4,30	2,20	1,00	0,55			8,00	3,00	1,50	20,0
32	3,50	2,20	63 %	4,10	2,40	1,00	0,55						
33	3,90	2,60	66 %	4,70	2,90	1,30	0,75	4,0					
34													
35	4,20	4,00	95 %	4,80	3,20	1,30	0,75			9,00	4,50	2,20	30,0
36	4,20	3,20	76 %	5,00	3,70	1,20	0,80	5,00					
37	4,60				4,30	1,65	0,85						
38				5,20	4,20	1,55	0,80	5,80					
40				5,70	4,50	1,65	0,90	7,8		10,0			33,0
44				6,10	4,70	1,75	1,15	13,0					
49				7,00	5,70		1,00	9,5		12,0	9,0		45,0
60				8,50	7,30		1,35	24,0					
70				9,30	8,40	1,90	1,45	32,0					

O. T.: Alter in Ontogenese-Tagen, z. B. 22 = Stadium 22,16; SSL: Scheitel-Steiß-Länge. NSL: Nabelschnurlänge (fast alles Frischmaße), % NSL: durchschnittliche prozentuale Länge von Nabelschnüren der Feten desselben Stadiums; KRL: Kopf-Rumpf-Länge; SL: Schwanzlänge; HfL: Hinterfußlänge; OL: Ohrlänge in cm; Gew.: Gewicht in g; die beiden Querstriche bezeichnen den Geburtstermin von *Rattus* bzw. *Acomys*.

mend raschere Entwicklung als bei *dimidiatus* (Abb. 8, a, b) — so entspricht z. B. das *minous* 23,15-Stadium dem 25,11 von *dimidiatus*, und der embryonale Augen- und Ohrenverschluß erfolgt etwa zwei Tage früher als bei *dimidiatus* (s. Tab. 3) — wird bei der Geburt ebenso deutlich, die bei *minous* nach 35 bis 36 Tagen rund 48 Stunden früher stattfindet. Aber bis auf die noch verwachsenen Augenlider sind die Jungen gleich weit wie zwei Tage ältere *dimidiatus* (Abb. 9). Dafür ein Beispiel: Zwei Neugeborene, Alter 36,12: Ihre KRL und SL mit 5,2 bzw. 4,0 cm und das Gewicht von 6,2 übertreffen die Maße des entsprechenden *dimidiatus*-Stadiums z. T. stark. Die Behaarung und die unteren Incisivi sind gleich weit entwickelt wie bei 37—38tägigen *dimidiatus*. Die Ausbildung des äußeren Gehörganges entspricht beim einen *minous* einem 37-, beim anderen einem 38-Tagestadium von *dimidiatus*.

Das Durchschnittsgewicht von 28 neugeborenen *minous* lag mit 6,37 g rund 10 % höher als das neugeborener *dimidiatus*. — Die Augen öffnen sich erst 1—3 Tage nach

Abb. 8. Stadienvergleich zwischen *dimidiatus* und *minous*. — a. Von links: *minous*, Stadium 18,18, *dimidiatus* 19,13 und *dimidiatus* 21,17. Entsprechend der rascheren Entwicklung von *minous*, liegt das abgebildete Stadium entwicklungsmäßig zwischen den beiden von *dimidiatus*. — b. Von links: *dim.* 23,15, *min.* 23,15, *dim.* 25,11. Der *minous*-Embryo ist gleich weit, wie der zwei Tage ältere von *dimidiatus* (seine stärkere Einkrümmung ist technisch bedingt)

Abb. 9. Zwei wenige Stunden alte Junge von *minous* (links), und *dimidiatus* (rechts). Ontogenetisches Alter (± 5 Std.) 36,12 bzw. 38,12 Tage

der Geburt, aber die ganze postnatale Entwicklung verläuft zunächst rascher als bei *dimidiatus*. Bei Gefahr (Alarmstimmung, Rascheln) machen die noch blinden Nestflüchter dieser Bezeichnung alle Ehre: sie können blitzschnell davonhuschen und sich verstecken. Spätestens vom 20. Lebenstag an verläuft die Entwicklung fast gleich wie bei *dimidiatus* (vgl. Dieterlen 1963).

E. Sonstige Beobachtungen und Untersuchungen

Die starke Volumen- und Gewichtszunahme der Feten etwa im letzten Drittel der Tragzeit — innerhalb von 10 Tagen verdreifacht sich das Gewicht von ca. 2,0 g auf fast 6,0 g (Tab. 2) (Abb. 7), — läßt sich auch an der *Gewichtsentwicklung der trächtigen* ♀♀ ablesen. Auch das Rötelmaus-♀ nimmt im letzten Tragzeit-Drittel besonders stark zu (Mazak 1962). Ein Beispiel möge den Verlauf bei *Acomys* zeigen: ein dreijähriges ♀ wog nichtträchtig 69 g, am 18. Schwangerschaftstag 71, am 25. 81, am 32. 92 und am 37. Tag 101 g, am 38. Tag warf sie 4 Junge, die mit Eihüllen und Placenten zusammen 24—25 g wogen (Junge allein 21,5 g). Kurz nach der Geburt wog das ♀ 75 g, zwei Tage später 73 g. Von den 32 g, die das ♀ in der Tragzeit zugenommen hatte, entfielen also 75 % auf die Jungen, der Rest auf den Mutterkörper.

Interessant ist nun — Wägungen anderer ♀♀ haben es bestätigt —, daß die Zunahme des eigentlichen Muttergewichtes *vor* der des Embryonengewichtes liegt, denn die Steigerung von 10 g zwischen 18. und 25. Tag kann nur zu einem Bruchteil den Feten zukommen (s. Tab. 2), die Zunahme ab 25. Tag dagegen fast ausschließlich.

Assheton (1905) hat die diskoidale, massige *Placenta* von *Acomys* recht genau beschrieben. Ihre Lage zur Frucht — dorsal, ventral usw. — ist, wenigstens vom 20. Tage an, völlig unterschiedlich, da der Embryo in der Fruchtblase frei beweglich ist und seine Stellung auch tatsächlich ändert (s. unten). Am 21. Tag mißt die Placenta im Durch-

messer 0,7 cm, ist also sehr groß im Vergleich zur Frucht, und relativ klein bei der Geburt, bis zu der sie ihren Durchmesser recht kontinuierlich verdoppelt.

Die *Nabelschnur* (vgl. STARCK 1957, SLIJPER 1960). Mit 23—25 Tagen löst sich das Gewirr des physiologischen Nabelbruches, und sogleich zeigt sich, daß die Länge der Schnur sehr stark variiert, sowohl zwischen Geschwisterembryonen als auch in allen Altersstadien (Tab. 2). So ist in diesem letzten Drittel der Embryonalzeit zwar ein absolutes Wachstum der Nabelschnur festzustellen, keineswegs aber ein mit dem Größerwerden der Frucht korreliertes einheitliches Wachstum. Vom 34. Fetaltag an bekam ich Durchschnittswerte von mindestens 76 %. In dieser Größenordnung lagen auch alle bei Geburten geschätzten Werte (DIETERLEN 1962). So dürfen wir für die letzten 4 Tage vor der Geburt ein verstärktes Längenwachstum der Schnur annehmen, was mit den Befunden und Vermutungen STARCKS (1957) in Einklang steht. Das absolute Minimum maß ich bei einem 26,11-Stadium mit 46 %, das absolute Maximum bei einem 30,15-Stadium mit 147 %. Der Durchschnittswert der Nabelschnurlängen aller Stadien (in Tab. 2 sind nur die altersmäßig genau bestimmten aufgeführt) zwischen dem 25. und 37. Embryonaltag beträgt 81—82 %.[4]

Vom 26,11-Stadium an stellte ich bei *allen* Feten *gewundene Nabelschnüre* fest: (Abb. 10). Die Zahl der Windungen liegt zwischen 2 und 20, oft zwischen 3 und 8. Wenn ich bei Geburten auf die Nabelschnüre achtete, waren sie auch immer tordiert. Auf diese bisherige Einmaligkeit bei Nagern, auf Verhalten und Funktion der Nabelschnur bei der Geburt wurde schon früher hingewiesen (DIETERLEN 1962). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Torsion durch die schon früh auftretenden Bewegungen des Embryos zustande kommt z. B. bei den starken Kindsbewegungen. Selbst die Lage des toten Feten läßt sich in der unversehrten Fruchtblase leicht verändern. — Die Nabelschnur ist in allen Stadien sehr reißfest und trägt die Frucht ohne weiteres.

Verteilung und Lage der Frucht im Uterus. Von 79 Embryonen registrierte ich 41 im rechten und 38 im linken Uterushorn — also ein ausgeglichenes Verhältnis. Vom 24. Fetaltag an ließ sich die Lage der Frucht gut feststellen. 24 (63 %) lagen mit dem Steiß, 14 mit dem Kopf voran zur Geburtsöffnung, dies entspricht recht gut dem bei Geburten beobachteten Verhältnis mit 66,6 % Steißlagen (DIETERLEN 1962).

Zusammenhänge einer Lage sowohl mit einem bestimmten Horn als auch mit einem bestimmten Altersstadium konnte ich nicht feststellen. — Die Stellung der ausgebildeten Hinterbeine und Füße ist durch die ganze Entwicklung hindurch die gleiche (Abb. 10). Die Vorderbeine stehen anfangs nach unten ab (z. B. 21,17) und sind später meist angezogen (Abb. 10). Der Schwanz geht fast immer zwischen den Beinen hindurch, selten liegt er auch daneben.

Abb. 10. 35—36 Tage alter *dimidiatus*-Fetus mit tordierter Nabelschnur (entspannt) und Placenta

Zum *fetalen Verhalten* kann ich nicht viel sagen. Von der Blutzufuhr des toten ♀ abgeschnitten,

[4] Bei DIETERLEN (1962) wurde die NSL auf die KRL bezogen und mit 88,5 % trotzdem ein höherer Wert festgestellt; das damalige Material war jedoch wesentlich geringer.

kühlen die Embryonen sofort aus. Bauchkontraktionen mit gleichzeitigem Mundöffnen — wohl eine Vorstufe der Atembewegungen — beobachtete ich häufig, frühestens beim 25,11-Stadium. Auf- und Ab-Bewegungen der Vorderfüße sah ich erst bei 31tägigen Embryonen. Entsprechend der rascheren Entwicklung von *Rattus* reifen die ersten Bewegungen auch viel früher heran als bei *Acomys* (Angulo y González, 1932).

Von 68 Embryonen waren nur 4 *resorbiert* (s. Tab. 1), zwei davon aus leicht ersichtlichem Grund. Alle fünf Feten des 19,13-Stadiums saßen im überprallen linken Uterushorn und der vorderste und hinterste waren in Resorption begriffen.

4. Vergleich der Ontogenese von *Acomys* und *Rattus*

Tabelle 3

Vergleich von Fetalstadien mit demselben Entwicklungsgrad bei *Acomys* und *Rattus*

das Alters-Stadium . . . von *Acomys*	mit den Merkmalen	entspricht dem Alters-Stadium . . . von *Rattus*	den Entwicklungsgrad v. *A.* erreicht *R.* . . Tage früher
13,21 *(minous)*	2. Kiemenbogen vollständig angelegt, 3. in der Ausbildung begriffen/ Vorderbeinknospe angelegt	11,13 — 11,19 (E 62 — E 68)	2¼
15,05	Noch Spiralkrümmung / Oberkieferfortsatz, 1. und 2. Kiemenbogen modelliert hervortretend, 3. rückgebildet / Vorderbeinknospe ausgeprägt, Hinterbeinknospe in Wölbung (Abb. 11a)	12,12 (E 78)	2¾
17,12	Keine Spiralkrümmung mehr / Erste Anlage von Schnurrhaarhökkern / Extremitäten-Endplatte vorn ganz, hinten fast ausgebildet (Abb. 11a, b)	13,12 — 14,00 (E 85 — E 96)	3¾
18,18 *(minous)*	Primitive Scapha beginnt zu wachsen / Milchhöcker erkennbar / Am Kopf Coll. pilif. supraorb., zygom., et angul. gebildet / 5 stumpfe Winkel zwischen den Strahlen d. vord. u. hint. Endplatte.	15,13 — 16,00 (E 109 — E 118)	3
19,13	Wenige Ursegmente im Schwanz noch zu erkennen / An Endplatte von Hand und Fuß sind die Strahlen sichtbar	15,00 — 15,13 (E 104 — E 109)	〉4
21,17	Scheitelhöcker fast geschwunden / prim. Scapha deckt halbe Ohröffnung / Unterkiefer gebildet / Finger fast getrennt	16,12 (E 123)	5
22,16	Noch physiologischer Nabelbruch / Überall Haarpapillen gebildet (Abb. 11b)	17,00 — 17,12 (E 124 — E 125)	〉5
23,15	Nabelbruch noch nicht gelöst / Hinterfuß jetzt klar zu unterscheiden	17,12 (E 125)	6
25,11 dim/ 23,15 min.	Nabelbruch gelöst / Augenlider verwachsen / Scapha hat den vorderen Ohrrand erreicht	ca. 18,00 — 18,12 (E 125 — E 126)	7¼/5¼
26,11	Kopf halb von Brust abgehoben / Am Körper Faltenbildung / Beim ♂ Scrotum-Anlage	18,12 — 19,12 (E 126 — E 127)	7½

Die Altersstadien von *Rattus* und die Embryonen-Nummern beziehen sich auf die Beschreibungen und Abbildungen von Henneberg (1937). Die *minous*-Stadien 13,21, 18,18 und 23,15 sind mit aufgeführt.

Abb. 11. Stadienvergleich zwischen *Rattus* und *Acomys (dimidiatus).* — a. Von links: *Rattus* ca. 15,12, *Acomys* 15,05 und *Acomys* 17,12. Das abgebildete Stadium von *Rattus* erreicht *Acomys* frühestens mit 19½ Tagen. — b. Von links: *Rattus* ca. 17,12 *Acomys* 17,12 und *Acomys* 22,16. Linker und rechter Embryo sind etwa gleich weit entwickelt, der rechte ist aber 5 Tage älter. — c. Von links: *Acomys* 22,16, *Acomys* 29,09 und *Rattus* (neugeboren) 22,12. Linker und rechter Embryo sind gleich alt, der entwicklungsmäßige Abstand beträgt aber schon mehr als 7 Tage. Dieser Abstand ist im 7 Tage älteren *Acomys*-Stadium 29,09 theoretisch aufgeholt, doch sind die beiden Stadien kaum noch zu korrelieren

In Tabelle 3 wird schon andeutungsweise ersichtlich, daß die Entwicklung vieler verschiedenster Merkmale streng korreliert und als solche bei *Acomys* und *Rattus* — jedenfalls bis wenige Tage vor dem Geburtstermin von *Rattus* — gleichartig abläuft; die Entwicklungsgeschwindigkeit jedoch ist verschieden. Wofür *Acomys (dimidiatus)* fast 11½ Tage braucht (15,05—26,11), benötigt *Rattus* nur 6½ Tage (12,12—18,12/19,12). Gleichförmig vergrößert sich der Vorsprung von *Rattus,* der bei Beginn des Vergleichs 2¾ Tage betragen hat, bis zum letzten Stadium in der Tabelle um rund 5 Tage auf 7½ Tage bzw. ca. 5½ beim Vergleich mit *minous.* Anders ausgedrückt: wenn *Rattus* nach 22 Tagen geboren wird, ist *Acomys* um mehr als 5 Tage zurück, etwa auf dem *Rattus*-Stadium 16¾ Tage (Abb. 11c). 4 Tage nach der Geburt von *Rattus* — *Acomys* auf *Rattus*-Stadium *19,00* — beträgt der Abstand gar 7½ Tage. (Tab. 4).

Das rascheste Entwicklungstempo aller Placentalier hat *Mesocricetus auratus* (vgl. Tab. 7 und S. 27), der nach 16 Tagen auf einem mit dem geburtsreifen *Rattus* korrelierbaren Stadium ist (vgl. Boyer 1953).

Tabelle 4

Vergleich des Tempos der Embryonalentwicklung in korrelierbaren Stadien von *A. minous* (1) mit *A. c. dimidiatus* (2) und *Rattus* (4)

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
13,21	14,00 — 14,12	+ ½	11,13 — 11,19	— 2¼
18,18	20,00 — 20,12	+ 1½	15,13 — 16,00	— 3
23,15	25,11	+ 2	18,00 — 18,12	— 5¼
36,00	38,00	+ 2	—	—

In (3) und (5) sind die entsprechenden Differenzen in Tagen eingetragen. Die Abstände zwischen *dimidiatus* und *Rattus* sind in Tab. 3 zu sehen

Spätestens mit dem 20. Embryonaltag (ab Stadium 19,00) von *Rattus* werden die bisher mit verschiedenem Tempo abgelaufenen Entwicklungen ungleichartig. Der *Rattus*-Fetus wird für den Nesthockerzustand geburtsreif gemacht; vor allem in den Körperproportionen; er wird massig, durch starkes Rumpfwachstum wird der Kopf relativ kleiner; die Rumpfform wechselt von birnförmig (17,00)

Abb. 12. Rattus-Embryonalentwicklung. Von links: Stadium ca. 17,12, ca. 20,00 und 22,12 (neugeboren)

in zylindrisch („Fruchtwalze") (Abb. 12). Schon im Stadium 20,00 sieht er geburtsreif aus. In den folgenden zwei Tagen verändert sich äußerlich nur noch wenig, aber die Kapillarisierung des Gehirnes z. B. verdoppelt sich in dieser Zeit (Horstmann 1960). So kommt *Rattus* nach rund 22 Tagen zur Welt — mit festverschlossenen „nahtlosen" Augenlidern, verwachsenen Ohren, verwachsenen Fingern und Zehen, poikilotherm, aber physiologisch und verhaltensmäßig fähig zur Atmung, Aufnahme von Milchnahrung, Kontaktnahme mit der Mutter usw. Das extrauterine Leben des jungen Nesthockers unterliegt nun derart anderen Bedingungen als die intrauterine Entwicklung von *Acomys*, daß nur noch wenige der ursprünglichen Beziehungen in Entwicklungsart und -tempo festzustellen sind. So variiert die Ausbildung der Merkmale bei beiden Formen jetzt sehr stark (Tab. 5); was sich aber bei *Rattus* schon vor der Geburt andeutete, wird jetzt fortgesetzt: die allgemeine Entwicklung hat sich erheblich verlangsamt (so nimmt auch die Kapillardichte im Gehirn in den ersten 7 Tagen kaum zu [Horstmann 1960]), während sie bei *Acomys* gleichförmig weitergeht. Daher wird der 7½- bzw. 5½-Tage-Abstand nicht vergrößert, sondern bleibt ungefähr gleich oder wird geringer. Da sich die Entwicklung zwischen 22. und 38. Ontogenese-Tag in verschiedenen Medien vollzieht und sich bei *Rattus* einige Merkmale in Anpassung an die Geburt und das Nesthockerleben früher entwickelt haben, läßt sich vieles nur schwer korrelieren. Ferner treten jetzt immer mehr die gattungsspezifischen Verschiedenheiten zutage.

Tabelle 5

Erstes Auftreten einiger Merkmale bei *Rattus* und *A. c. dimidiatus* zwischen dem 27. und 40. ontogenetischen Tag

Merkmal	*Rattus*	*A. c. dim*	*Differenz*
Erste Körperbehaarg.	27	36	+ 9
Schwanzringstruktur	29	29	— 1
Bestimmtes Stadium v. Schnurr- u. Tasthaaren	28	28	+ 1
Durchbruch der unteren Incisivi	30	35	+ 5
1/3 der adulten KRL	32	30	— 2
2/3 der adulten KRL	40	37	— 3

Später, in der postnatalen Reifung wichtiger Verhaltensmerkmale (Tab. 6), zeigt sich nur noch ein geringer, wenige Tage betragender Vorsprung von *Rattus* oder sogar gleiche Entwicklungsstufen. Besondere Verhältnisse zeigen sich auch beim embryonalen Verschluß der Fernsinnesorgane *Ohr* und *Auge*.

Ohr: Drei Tage vor der Geburt (ca. Stadium 19,00) bis 4 Tage danach (ca. 26,00) deckt die primitive Scapha das Ohr von *Rattus*. Bei *A. c. dimidiatus* dauert dies nur 4 Tage, etwa vom Stadium 26,00 bis 30,00.

Auge: 19 Tage lang (18—37), 4 prä- und 15 postnatal, bleiben die Augenlider bei *Rattus* verwachsen; bei *dimidiatus* umfaßt diese Periode die 13 letzten Embryonaltage.

Acht Tage lang (19—27), 3 prä- und 5 postnatal, sind die *Finger und Zehen* bei *Rattus* völlig verwachsen. Bei *Acomys* unterbleibt dies vollkommen.

Nach Portmann (1939) geschieht der embryonale Verschluß der noch unentwik-

Tabelle 6

Erstes Auftreten postnataler Verhaltensmerkmale bei *Rattus, dimidiatus* und *minous* in Ontogenese-Tagen

	Rattus	*dimid.*	*minous.*
Augenöffnen	37	38	38
Lauf- und Versteckfähigkeit	37	38	36
Hörfähigkeit	33	39	36
selbst. Fressen	34	44	42
Frühest. pot. Selbständigkeit	42	46	—
Geschlechtsreife der ♀♀	100	120	120

kelten Augen und Ohren als eine *Schutzanpassung* an die bei Nesthokkern sehr früh erfolgende Geburt. Die Tatsache, daß Nestflüchter diese Phase intrauterin durchlaufen, ist mit ein Beweis für die sekundäre Natur ihres Geburtszustandes. — In der bei *Acomys* nur etwa 4 Tage dauernden Verwachsung der primitiven Scapha mit den Ohrrändern scheint sich zu zeigen, daß diese Einrichtung im Abbau begriffen ist, allerdings ist die Lösung der Scapha noch kein Anzeichen für das „Fertigsein" des Sinnesorgans, denn die Hörfähigkeit setzt bei *dimidiatus* erst 9 Tage (39. O. T.), bei *Rattus* 7 Tage (33. O. T.) danach mit der Bildung des äußeren Gehörganges ein; *minous* reagiert gleich nach der Geburt (36. O. T.) schon akustisch. — Das Auge hingegen muß bei der Lösung der nun auch bewegungsfähigen Lider fertig entwickelt sein, da es direkt an die Außenwelt grenzt.[5] Die intrauterine Entwicklung von *Acomys* scheint für die relativ rasche Ausbildung des Organs verantwortlich, benötigt sie doch hierfür 13 *(dimid.)* bzw. 15 *(min.)*, bei *Rattus* aber 19 Tage (von dem genau korrelierbaren Stadium des embryonalen Lidverschlusses an gerechnet [S. 204]. Daß die Augenausbildung bei *Rattus* und *Acomys* (und andern Murinen) ungefähr gleiche Zeit braucht (Dieterlen 1961), ist also höchstens bedingt ein Beweis für die gruppenspezifische Entwicklungszeit der Murinae (vgl. Tab. 7). — Eine kürzere Entwicklungszeit des *Acomys*-Auges, die sicher große Vorteile böte, ist offenbar nicht möglich, sonst käme *minous* nach 36 Tagen schon mit geöffneten Augen zur Welt.

Das Verwachsen von Fingern und Zehen scheint bei Nesthockern für die ersten Lebenstage einen Anpassungswert zu besitzen. Sehr bemerkenswert ist, daß dies bei *Acomys* völlig weggefallen ist. Als weitere Anpassungen des Nesthockers an seine erste Zeit dürfte außer der „geburtsreifen" Gestalt die gegenüber *Acomys* sehr derbe Haut, die relativ früh auftretende Behaarung, vielleicht auch das frühe Durchbrechen der Schneidezähne anzusehen sein.

5. Besprechung der Ergebnisse

Wenn wir annehmen, daß die Ahnenformen von *Acomys* nesthockende Murinae-Artige gewesen sind und eine Tragzeitverlängerung plötzlich oder schrittweise zu den heutigen Verhältnissen geführt hat, so kann man sich die Embryonalentwicklung auch anders vorstellen als sie verwirklicht wurde. Warum verläuft die Entwicklung von *dimidiatus* bzw. *minous* von frühen Stadien an langsamer als bei den nesthokkenden Murinae; so daß gegenüber dem 19,00-Stadium von *Rattus* ein Nachhinken von 7½ bzw. 5½ Tagen entsteht? Freilich wird *Rattus* in den letzten 14 Tagen in einigen Merkmalen geburtsreif gemacht, aber das Ausbleiben ihrer Ausbildung bei *Acomys* kann schwerlich die Erklärung für die langsame Gesamtentwicklung sein. Warum verläuft die *Acomys*-Entwicklung nicht gleich schnell etwa bis zum 17,00- bis 18,00-Tage-Stadium von *Rattus* und dann ebenso, aber intrauterin weiter, und zwar

[5] Aus Laborzuchten von *Mus musculus* sind Mutationen bekannt, die das embryonale Verwachsen der Lider verhindern. Die Augenentwicklung solcher Neugeborener unterliegt schweren Störungen (Bennet und Gresham 1956)

so, wie sie es zwischen dem 26,11- und dem 38,00-Stadium tut? Wäre mit solcher Entwicklung auch der wirkliche Geburtszustand gekoppelt, so käme *dimidiatus* nach etwa 29—30, *minous* nach 27—28 Tagen zur Welt. Diese Fragen können nur mit Vermutungen beantwortet werden[6].

Wie sich aus Tab. 4 errechnen läßt, ist das 13,21-Stadium von *minous* gegenüber dem entsprechenden von *Rattus* zeitlich weniger zurück als ein solches von *dimidiatus*. Später wird dies noch deutlicher: im Embryonalstadium 18,18 ist *minous* weiter als *dimidiatus* im 19,13-Stadium, demzufolge ist *minous* gegenüber *Rattus* nicht 4 sondern höchstens drei Tage zurück; das 23,15-Stadium von *minous* schließlich entspricht dem 25,11 von *dimidiatus*, so daß *minous* zum 19,00-Stadium von *Rattus* dann nur eine Verzögerung von 5½ Tagen aufweist.

Bei *minous* läuft die Entwicklung also um zwei Tage rascher und kürzer ab (mit Ausnahme des offenbar sehr konservativen Merkmals derAugenentwicklung bzw. Lidöffnung) als bei *dimidiatus*. Der Unterschied besteht schon sehr früh, vielleicht sogar von Beginn an. — Das Tempo von *minous* zeigt nun bereits eine Verbindung zu einem Nestflüchtertyp mit beschleunigter *Gesamt*-Entwicklung, wie es bei *Sigmodon* der Fall ist (s. Teil II). Es ist wohl möglich, daß es unter den andern, mehr als 20 biologisch unbekannten *Acomys*-Arten weitere solche Typen gibt; fraglich aber scheint mir, ob auch Formen existieren, die zu den Nesthockern überleiten.

Die Gleichförmigkeit im Tempo der Embryonalentwicklung und der Unterschied zu *Rattus* zeigen, daß die Ontogenese von *Acomys* — besonders deutlich bei *dimidiatus* — von vornherein auf den Nestflüchtertyp angelegt ist. Man kann also nicht sagen, *Acomys* durchliefe das „Nesthockerstadium im Mutterleib" (Portmann) zu der Zeit, da die anderen Murinae geboren werden (Dieterlen 1961). Ein solches Stadium gibt es in der Entwicklung von Nestflüchtern — wenigstens hier — nicht, da dieses durch morphologische und physiologische Anpassungen an frühe Geburt und Nesthockerzeit ausgezeichnet ist. Besser spricht man von einigen Nesthockermerkmalen, die auch der -flüchter intrauterin vorübergehend besitzen kann.

Über die möglichen Ursachen der Tragzeitverlängerung bei *Acomys* u. a. siehe Seite 220.

TEIL II

1. Placentalia — kurze Übersicht

Die schon erwähnte Einheitlichkeit der einzelnen Placentalier-Ordnungen im Reifegrad der Jungen bei der Geburt soll zunächst in einer kurzen Übersicht gezeigt werden. In den durch (x) gekennzeichneten Gruppen finden sich gleich anschließend zu besprechende Ausnahmen oder Einschränkungen.

Nesthocker sind: Insectivora (x), Chiroptera (x), Dermaptera, Carnivora (x), Lagomorpha (x) und von den Rodentia die Sciuromorpha und die Myomorpha (x).

Aus sieben von acht Familien der *Insectivora* sind nur Nesthocker bekannt; *Elephantulus* von den sonst wenig erforschten Macroscelididae aber hat sich als Nestflüchter erwiesen (Starck 1949, Hoesch 1959 a,b); aus der ganzen Familie sind nur geringe Jungenzahlen bekannt (Asdell 1946). — Die *Chiroptera* haben sog. Tragjunge mit abgekürzter Nesthockerzeit (vgl. Eisentraut 1936, Engländer 1952);

[6] Es liegt nahe, die langsame Entwicklung mit Platzeinsparung in Zusammenhang zu bringen, doch gehen die enormen Fortschritte des *Rattus*-Feten zwischen 12. und 18. Tage und unter relativ geringer Raumausnutzung vor sich. Eine Raumknappheit im Mutterleib und damit verbundene mögliche Gefährdung des Weibchens tritt bei *Rattus* z. B. erst in den letzten 2 bis 3 Tagen vor dem Werfen auf; in dieser Zeit erst setzt das *raumfüllende* Wachstum der Feten ein, die ihr Gewicht von 2,6 auf 4,9 g fast verdoppeln (s. Saller 1927)

ein Extrem ist *Tadarida condylura,* das schon als Nestflüchter bezeichnet werden kann (Kulzer 1962). — Die *Carnivora* scheinen in *Crocotta* (Hyaenidae) nur einen einzigen Nestflüchter zu besitzen (Grimpe 1917, 1923). — Einziger Nestflüchter aus 13 Gattungen der *Lagomorpha* ist *Lepus.* — Von den Myomorpha wurden *Sigmodon hispidus* (Cricetidae) (Svihla 1929) und *Acomys* (Muridae) (Dieterlen 1961, 1963) als Nestflüchter beschrieben.

Nestflüchter sind (ohne Ausnahme, aber teilweise mit kleinen Einschränkungen): Cetacea, Pinnipedia, Perissodactyla, Artiodactyla, Hyracoidea, Proboscidea und von den Rodentia die Hystricomorpha, Caviomorpha und Castorimorpha. — Mangels genauer Angaben ist noch unsicher, ob wir die Tubulidentata und die Sirenia auch hier einreihen können.

Einheitlich in bezug auf den hohen Reifegrad bei der Geburt, aber durch einige Besonderheiten der Entwicklung und Lebensweise nur bedingt den Nestflüchtern zuzuordnen sind bzw. scheinen zu sein: die Pholidota; von den Xenarthra die Myrmecophagidae und Bradypodidae, sowie mindestens einige Dasypodidae. — Vollends unsicher schließlich wird eine Zuordnung der mit Nestflüchtermerkmalen zur Welt kommenden Primaten.

Den bedeutenden systematischen Wert des Ontogenesetyps bei Placentaliern hat Benazzi (1933) erkannt. Die Unterschiede im Reifegrad der Neugeborenen gaben ihm die Möglichkeit zum Beweis, daß er ein von den heutigen Lebensräumen und Lebensweisen durchaus unabhängiges Merkmal sein kann, womit er die Auffassungen von Flower & Lydekker (1891) widerlegte. In der Tat sind Deutungen mit der Umweltabhängigkeit schwierig bei folgenden Gruppen: Carnivora, Hyracoidea, Xenarthra, Pholidota, Chiroptera, Dermaptera und Caviomorpha; ebenso bei den oben zitierten Ausnahmen.

2. Ontogenetische Daten und Zeitmaße bei Nagern

Genauer will ich auf das oben erwähnte Problem nun bei den Rodentia eingehen und an Hand einer als umfassend, aber nicht vollständig anzusehenden Sammlung ontogenetischer Daten (Tab. 7), die frühere Zusammenstellungen (Asdell 1946, Grassé 1955) um mehr als das Doppelte übertrifft, die Einheitlichkeit und die Ausnahmen der einzelnen Gruppen herausstellen.

A. Die Einheitlichkeit der Entwicklung bei den systematischen Gruppen

Gleichlange *Entwicklungszeiten* sind unter nahe verwandten Formen (Arten, Gattungen) am ehesten zu erwarten. Svihlas (1932) vorbildliche Arbeit an *Peromyscus* hat dafür viele Beweise geliefert. Welch geringe Schwankungen in Tragzeit und Augenöffnungstermin[7] innerhalb einer *Gattung* bestehen, geht aus Tab. 7 hervor. Hier seien zunächst die zwei bisher festgestellten Differenzen zwischen *Unterarten* genannt. *Peromyscus maniculatus bairdi* und *P. m. gracilis* öffnen die Augen 12,1 bzw. 16,8 Tage nach der Geburt; leider gibt King (1958) zu diesem Phänomen keine Trag-

[7] Der Termin des Augenöffnens ist das wichtigste Datum zur Jugendentwicklung. Er ist mit der Reifung der meisten körperlichen Merkmale streng korreliert und kennzeichnet besonders bei Nesthockern ein ganz bestimmtes Entwicklungs- und Abhängigkeitsstadium. Auftreten erster Behaarung oder Lösung der verwachsenen Ohrläppchen sind auch weitgehend korreliert, liegen aber zeitlich früher und nicht so günstig. Das Durchbrechen der Incisiven scheint wenig geeignet; so kommen z. B. ausgerechnet die Formen mit kürzester Tragzeit, die Cricetinae, mit schon sichtbaren Schneidezähnen zur Welt, während sie bei andern Formen mit sonst gleichartiger Nesthocker-Entwicklung z. T. bedeutend später durchbrechen.

Tabelle 7

Daten zu Tragzeit und Jugendentwicklung der Rodentia und Lagomorpha

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
SCIUROMORPHA				
Aplodontoidea (1)				
Aplodontia rufa	ca. 30	2 — 3 (2 — 6)	10	bei Geburt fein behaart
Sciuroidea (44)				
Sciurus carolinensis	ca. 44	2,7 (1 — 4)	37	Säugezeit bei den *Sciurus*-Arten > 5 Wochen
Sciurus niger	ca. 45	3 (1 — 6)	40 — 44	
Sciurus vulgaris	38	3 —7	31	
Sciurus hudsonicus	ca. 40	4 (3 — 6)	27	
Funisciurus pyrrhopus		2		längere Zeit blind
Spermophilopsis leptodactylus	ca. 42	2 — 8		
Citellus fulvus	ca. 30	4 — 13		Säugezeit bei allen *Citellus*-Arten (außer *pygmaeus*) mindestens 30 Tage
Citellus citellus	25 — 28	6 (3 — 11)	28	
Citellus suslicus	25 — 28, 21	3 — 9	28	
Citellus columbianus	23 — 24	3,5 (2 — 7)	19 — 20	
Citellus tridecemlineatus	28	8 (5 — 13)	26 — 28	
Citellus parryii	25 — 26	5 — 7		
Citellus richardsoni	28 — 32	6 (2 — 11)		
Citellus townsendi	wohl 24	9 (4 — 16)		
Citellus pygmaeus	25 — 26	5 (3 — 8)	7 — 8 (!)	schon mit 20 Tagen selbständig
Cynomys ludovicianus	27 — 33	5 (2 — 10)	33 — 37	
Cynomys leucurus	28 — 32	3 — 10		
Eutamias sibiricus	35 — 40	3 — 10		Säugezeit 28 — 30 Tage
Eutamias quadrimaculatus	31			
Tamias striatus	31	3 — 5	31	Säugezeit 35 — 40 Tage
Pteromys volans	28 — 35 (?)	3 (2 — 8)	16	Säugezeit etwa 4 Wochen

Systematische Einteilung nach Wood (1955). Es sind jeweils die Durchschnittswerte, die Schwankungsbreite oder beides (Schwankungsbreite in Klammern) angegeben. Wurden über eine Art zwei glaubhaft, aber deutlich verschiedene Angaben gefunden, so sind beide aufgeführt. In der Regel sind nur Formen zitiert, von denen mindestens zwei genaue Daten bekannt sind, wenn jedoch z. B. von einer Art nur die Tragzeit, von der andern aus derselben Gattung nur der Augenöffnungstermin bekannt ist, sind — als Ergänzung — beide aufgeführt. Bei systematisch wichtigen Gruppen aber habe ich auch ungenaue oder lückenhafte Angaben aufgenommen, wenn sonst nichts verfügbar war. Für Reifegrad und Jugendentwicklung wählte ich als wichtigstes Merkmal das Augenöffnen. Dieser Termin ist in Beschreibungen der am häufigsten angegebene. In der Spalte „Bemerkungen" werden notwendige Zusätze zu Geburtszustand, Jugendentwicklung, Säugezeit usw. gebracht. Die Zahlen hinter den größeren syst. Einheiten geben die Anzahl der insgesamt zugehörigen Gattungen an. Die Angaben wurden aus Asdell 1946, Grassé 1955, Benazzi 1933, Mohr 1954, van den Brink 1956, Krumbiegel 1954, Palmer 1954, Brehms Tierleben 1914 und vielen andern Arbeiten mit gesammelten oder einzelnen Daten zusammengestellt.

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
Glaucomys volans	39 —40	3 (2 — 6)	25 — 28	Säugezeit 35 Tage
Marmota marmota	33 — 34	2 — 4	22 — 25	Säugezeit der *Marmota*-Arten mindestens 5 Wochen
Marmota monax	31 — 32, 28	4 (3 — 5)	26 — 28	
Marmota bobak	35, 40 — 42	2 — 6	28	
SCIUROMORPHA INC. SED.				
Ctenodactyloidea		3, 1 — 2		Nestflüchter?
THERIDOMYO-MORPHA				
Anomaluroidea (3)		1		*Anomalurus jacksoni* hat 1 winziges Junges, das sich an der Brust festklammert (SANDERSON 1956)
SCIUROM. od. THERIDOM. INC. SEDIS				
Pedetidae (L)				
Pedetes caffer		3 — 4, 1	bei Geburt sehend	baut kein Nest, Junge werden in Bau aufgezogen
CASTORI-MORPHA				
Castoroidea (1)				
Castor fiber	128, 105—107	3 (2 — 6)	bei Geburt schon sehend	verlassen das Nest erst mit etwa 6 Wochen (!), weiter. S. 218
canadensis	128	3 (1 — 6)		
MYOMORPHA				
MUROIDEA				
Cricetidae				
Hesperomyinae (50)				
Neotoma lepida	30 — 36	2 — 3 (1 — 5)	11 — 13	
Neotoma fuscipes	33	2 — 3	15 — 19	Säugezeit mindestens 4 Wochen
Neotoma albigula	< 30	1 — 3		
Neotoma floridana	33 — 39	3 — 4	12, 17	
Neotoma magister	30 — 36	2		
Neotoma micropus	< 33	2 — 3	12	
Oryzomys palustris	25	3 (1 — 7)	8	Säugezeit 11 — 13 Tage, Nest über Wasser, Junge bei Geburt schon etwas behaart

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
Peromyscus californicus	23 (21 — 25)	1 — 3	fast alle Arten: 12 — 15	die längere Tragzeit bei *leucopus* und *maniculatus* ist laktationsbedingt. Säugezeit aller Arten beträgt 3 — 5 Woch.
Peromyscus eremicus	21	2 — 4		
Peromyscus leucopus	23 (22 — 25)	4 — 5 (3 — 7)		
Peromyscus truei	26 (25 — 27)	3 (3 — 6)		
Peromyscus gossypinus	23	4 (1 — 7)		
Peromyscus maniculatus	23 (22 — 27)	4 (2 — 8)		
Peromyscus m. bairdii			12,1	
Peromyscus m. gracilis			16,8	
Reithrodontomys montanus	21	3 (2 — 4)		
Reithrodontomys humulis	24 oder wen.	2	7 — 10	
Reithrodontomys megalotis	23 — 24	2 — 3 (1 — 7)	7 — 8	Junge laufen mit 10, saugen nur 14 Tage
Sigmodon hispidus	27	6 (2 — 10)	1 — 2	Nestflüchter (!), weiteres s. S. 220
Baiomys taylori	20 oder wen.	3 (1 — 5)	12 — 14	
Onychomys leucogaster	32	4 (2 — 6)	19	
Cricetinae (7)				
Cricetus cricetus	20	7 (8 — 14)	14	Säugezeit bis 30 Tage
Mesocricetus auratus	16	8 (1 — 18)	15 (14 — 16)	wie oben
Cricetulus barabensis griseus	ca. 19	5 — 6	13 — 15	Säugezeit bis 20 Tage
Cricetulus triton nestor		5 — 6	15	
Phodopus roborowskii		6 (3 — 9)		bei Geburt blind und nackt
Mystromys albicaudatus	ca. 37 (?)	4 — 5		
Microtinae (22)				
Clethrionomys glareolus	17 — 21	4 (2 — 8)	10, 13	die längeren Tragzeiten sind laktionsbedingt. Säugezeit mindestens 15 Tage
Clethrionomys gapperi	17 — 19	5 (3 — 8)		
Clethrionomys nivarius	18			
Clethrionomys occidentalis	18			
Microtus arvalis arvalis	20 — 21	4 (1 — 12)	8 — 10; 9,2	Säugezeit mindestens 12 Tage
Microtus arv. orcadensis	?	3	11 — 13; 11,7	
Microtus agrestis	21	4	9 — 10	
Microtus oeconomus	21 (20 — 23)	6 (2 — 12)	9 — 10	
Microtus nivalis	20 — 21	5 (2 — 7)	13	
Microtus pennsylvanicus	20 — 21	5	8 — 9	
Microtus nesophilus	21	6 (3 — 10)		
Pitymys subterraneus	21	3 (2 — 5)	12, 10 — 11	Säugezeit mindestens 12 Tage
Pitymys pinetorum	21	2 — 5		Säugezeit mindestens 17 Tage

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
Arvicola terrestris	21	2 — 6	9 — 10	Säugezeit mindestens 12 Tage
Arvicola sapidus	21	2 — 6	9 — 10	
Phenacomys longicaudus		1 — 3	19	erst mit 4 Wochen selbständig
Ondatra zibethica	28 — 30	6 (2 — 14)	11	Säugezeit mindestens 18 Tage
Dicrostonyx torquatus	18 — 19		ca. 14	mit 7 Tagen gut behaart
Dicrostonyx groenlandicus	19 — 21	3 — 4	11 — 12	
Lemmus lemmus	19 — 21	1 — 7	11	Säugezeit mindestens 12 Tage
Lemmus trimucronatus	21	3 — 9	11	
Lemmus obensis	18	6 — 13		
Synaptomys cooperi	wohl 23	3		
Gerbillinae (14)				
Meriones lybicus	20 — 25, < 24	2 — 7	12 — 17	s. Petter (1961)
Meriones longifrons	21			bei allen bekannten *M.*-Arten lösen sich die Ohrläppchen zwischen 4. und 7., die Haare erscheinen zwischen 4. u. 8. Tag
Meriones persicus	22 — 23		16 — 17, 19	
Meriones tamariscinus	25 — 29		14 (12 — 16)	
Meriones shawi	21	4 (1 — 7)	16 — 20	
Meriones tristrami	< 24		13 — 18	
Meriones vinogradovi	21,5 — 23		19 — 20	
Meriones crassus	um 21		15 — 20	
Gerbillus pyramidum	ca. 25		18 — 19	
Gerbillus campestris	< 28		13 — 16	
Gerbillus nanus garamantis	21 — 23	3 — 7	13 — 14	Säugezeit mind. 20 Tage
Dipodillus simoni	20 — 21	1 — 7	17 — 18	
Pachyuromys duprasi	21 (19 — 22)	3 — 6	20 — 21	Säugezeit mind. 20 Tage
Psammomys obesus	25, 36 (?)	5 — 6	15 — 16	
Rhombomys opimus	22 — 25	6		
Tatera brantsi	22 — 23	2 — 4		
Tatera indica	22	8 — 15		
Muridae				
Murinae (72)				
Mus musculus	20 — 21	6 (4 — 8)	13 (12 — 14)	Säugezeit mind. 18 Tage
Rattus rattus	22 (20 — 24)	8 (6 — 20)	15 (14 — 18)	Längere Tragzeiten meist laktationsbedingt
Rattus norvegicus	22 (20 — 24)	8 (5 — 20)	15 (14 — 17)	
Rattus (Praomys) morio	26 — 27	2 — 6	17 — 19	
Rattus (Praomys) namaquensis	> 22	2 — 5	12	
Rattus (Mastomys) natalensis	— 23	8 (1 — 17)	15	
Cricetomys gambianus	42 (?)	mehrere	ca. 15	

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
Apodemus agrarius	20 — 23	6 (4 — 8)	11 (10 — 14)	längere Tragzeiten von *Apodemus* laktationsbedingt; Säugezeiten mind. 15 Tage
Apodemus sylvaticus	23 (20 — 26)	5 (2 — 9)	13 (12 — 14)	
Apodemus flavicollis	23 (20 — 26)	5 (2 — 8)	13 (12 — 14)	
Apodemus mystacinus	23	wohl 〈 5		
Apodemus fodiens	21			
Micromys minutus	21	5 (3 — 7)	8 — 9	Säugezeit 15 Tage
Acomys cahirinus dimidiatus	38 (36 — 39)	2 — 3 (1 — 5)	0 — 1	Nestflüchter (!), weiteres s. S. 219
Acomys minous	35 — 36	2 — 3 (1 — 5)	2 (1 — 3)	
MUROIDEA INCERTAE SEDIS				von RHIZOMYIDAE (3) keine Daten bekannt
Spalacidae (1)				
Spalax ehrenbergi	〉 28	3 — 4		echte Nesthocker, Säugezeit einige Wochen, verlassen Nest mit 4—6 Wochen (NEVO 1961)
GEOMYOIDEA				
Heteromyidae (5)				
Liomys pictus	25	4	19	(J. EISENBERG, briefl. Mitt.)
Perognathus fasciatus	ca. 28	4 (1 — 8)		
Dipodomys spectabilis			〉 10	
Dipodomys heermanni		2 — 5	15 — 16	
Dipodomys nitratoides	32	2 — 3	10	(J. EISENBERG, briefl. Mitt.)
Geomyidae (9)				
Geomys bursarius		4 (1 — 6)		wohl echte Nesthocker, verlassen Nest erst mit 30 bis 35 Tagen
Thomomys	allg. ca. 28	3		
Thomomys quadratus	40 (?)			
Thomomys bottae	19			
DIPODOIDEA				
Zapodidae (3)				
Zapus hudsonius	ca. 18	7 (5 — 8)	22 — 25, 17	Säugezeit ca. 4 Wochen
Napaeozapus insignis	23 oder wen.	4 (3 — 6)		
Sicista betulina	28 — 35	2 — 6	25 — 27	Säugezeit ca. 4 Wochen
Sicista subtilis	28 — 35	2 — 6	21 (?)	Säugezeit ca. 4 Wochen
Dipodidae (12)				
Jaculus jaculus	27	2 — 4	40	erste Behaarung mit 15 Tagen
Jaculus orientalis	42			
Dipus jaculus				bekannt als Nesthocker

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
MYOMORPHA INC. SED.				
Gliroidea (8)				von Seleviniidae (1) keine Daten bekannt
Glis glis	30 — 32	2 — 7	21 — 22	Säugezeit mind. 4 Wochen
Eliomys quercinus	23	3 — 4 (1 — 7)	18 — 20	Säugezeit mind. 4 Wochen
Dryomys nitedula	23 — 25	3 — 4 (1 — 7)	21	Säugezeit mind. 4 Wochen
Muscardinus avellanarius	20 — 21	3 — 4 (1 — 7)	16 — 18	Säugezeit 3—4 Wochen
CAVIOMORPHA				
Octodontoidea				von Abrocomidae (1) keine Daten bekannt
Octodontidae (5)				
Octodon degus		4 (1 — 10)	0 — 1	bei Geburt behaart und lauffähig
Ctenomyidae (1)				
Ctenomys peruanus		1 — 5	sehend	echte Nestflüchter
Echimyidae (15)				
Proechimys cayennensis		4	sehend	bei Geburt lauffähig
Kannabateomys amblyonyx		wohl 1		Hensel (1872) fand zweimal nur 1 Embryo; bauen Baumnester
Chinchilloidea				
Chinchillidae (3)				
Chinchilla laniger	105 — 111	1 — 4	sehend	alle Gattungen bei Geburt voll behaart und lauffähig
Chinchilla brevicaudata	125	1 — 2	sehend	
Lagostomus tridactylus	145	2 — 3	sehend	
Lagidium peruanum	ca. 3 Monate		sehend	
Capromyidae (5)				
Myocastor coypus	128, 133 135— 150	5 — 6 (2—13)	sehend	bei Geburt voll behaart und lauffähig. Säugezeit 2 Monate
Capromys pilorides	72	1 — 3	sehend	bei Geburt behaart und lauffähig
Cavioidea				von Dinomyidae (1) keine Daten bekannt
Caviidae (5)				
Cavia cutleri	67 — 68	3 (1 — 6)	sehend	wie oben
Dolichotis patagonum	ca. 3 Monate	2 (1 — 3)	sehend	wie oben, Säugezeit 2—3 Monate
Hydrochoeridae (1)				
Hydrochoerus hydrochoeris	119 — 126	1	sehend	wie oben

Art	Tragzeit in Tagen	Jungenzahl	Augenöffnen i. T.	Bemerkungen
Hydrochoerus isthmius	104 — 111			
Dasyproctidae (4)				
Dasyprocta aguti	104	1 (1 — 3)	sehend	
Myoprocta acouchy	46 (?)			
Cuniculidae (2)				
Cuniculus paca		1 (1 — 2)		Neugeborene nur hausmausgroß; brauchen Jahre bis voll ausgewachsen
Erethizontoidea (4)				
Erethizon dorsatum	209	1 (1 — 2)	sehend	bei Geburt ungewöhnlich groß
Erethizon epixanthum	9 Monate (?)	1 (1 — 2)	sehend	
Coendu . . .	112			
HYSTRICOMORPHA				
Hystricoidea (4)				
Hystrix cristata	63 — 65, 112	1 — 4	sehend	
Hystrix africae-australis	6–8 Woch., 112	1 — 4	sehend	
Thryonomyoidea (3)				von Petromuridae keine Daten bekannt
Thryonomys swinderianus		ca. 3	sehend	
BATHYERGOMORPHA				
Bathyergoidea (5)		5, 1 — 2		nichts Näheres bekannt
LAGOMORPHA				
Leporidae				von Palaeolaginae (5) keine Daten bekannt
Leporinae (7)				
Lepus europaeus	42 — 44	1 — 5	sehend	Säugezeit ca. 3 Wochen
Lepus timidus	50 (45 — 53)	3 (1 — 8)	sehend	wie oben
Lepus americanus	38 (36 — 40)	3 (1 — 10)	sehend	wie oben
Lepus saxatilis	ca. 1 Monat	1 — 6		
Lepus californicus	43 (41 — 47)	3 — 4		
Lepus capensis	42 — 44	3 — 6		wie oben
Oryctolagus cuniculus	31 (28 — 32)	5 — 12	10	wie oben
Sylvilagus floridanus	28 (26 — 30)	5 (1 — 8)	6 — 9	Mit 7 Tagen behaart
Sylvilagus auduboni	28 — 30	2		
Ochotonidae (1)				
Ochotona princeps	30	2 — 5		echte Nesthocker

Tabelle 8

Schwankungen (1) und Durchschnittswerte (2) der Tragzeit und des Augenöffnungstermins (3), (4) von sechs Microtinae-Gattungen
Daten von jeweils mindestens 2 Arten. (5) = Summe von (2) + (4)

Gattung	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
Clethrionomys (4 Arten)	17—21	18	10—15	12	30
Microtus (7 Arten)	20—22	21	8—13	10	31
Pitymys (2 Arten)	21	21	10—12	11	32
Arvicola (2 Arten)	21	21	9—10	10	31
Dicrostonyx (2 Arten)	18—21	19	11—14	12	31
Lemmus (3 Arten)	18—21	19	11	11	30
Durchschnitt		20		11	31

zeitdaten. — *Microtus a. arvalis* (9,2 Tage) und *M. a. orcadensis* (11,7) unterscheiden sich in diesem Merkmal um zweieinhalb Tage (Zimmermann 1959). Ob der Geburtstermin differiert, ist auch hier nicht bekannt.

Natürlich nimmt die Streuung mit abnehmender Verwandtschaft zu, aber die Einheitlichkeit bleibt gewahrt und der Unterschied zu den anderen Gruppen deutlich. Ein Musterbeispiel für fast zeitgleiche Entwicklung sind die Microtinae. Die Ontogenese aller in Tab. 8 genannten Genera beträgt bis zum Augenöffnen 30 bis 31 Tage, die Geburt findet um den 20. Tag statt. Wir dürfen diese Zahlen also als familienspezifisch ansehen, selbst wenn noch einige *Abweichungen* bekannt werden sollten, wie z. B. von *Ondatra,* deren Tragzeit um 10 Tage über den Gruppendurchschnitt hinausgeht, ebenso abweichend ist aber auch ihre Körpergröße. Daß größere Formen längere Tragzeiten haben als ihre nahe verwandten kleineren, werden wir öfters sehen.

Bei anderen nesthockenden Gruppen sind nicht so viele Daten bekannt wie von Microtinen; trotzdem soll hier versucht werden, für einige Gattungen, Unterfamilien oder Familien solche Durchschnittsdaten zu ermitteln, sofern genügend Angaben bekannt sind, und auf Abweichungen hinzuweisen.

Sciuridae: Die Ontogenese dauert relativ lang, die Streuungen sind beträchtlich. Bis zum Augenöffnen braucht *Sciurus* fast 80 Tage (Geburt nach 38 Tagen), *Cynomys* etwa 75 (Geburt ca. 30. Tag), *Marmota* etwa 60 (Geburt ca. 35. Tag) und *Citellus* 45 bis 50 (Geburt ca. 26. Tag). — Abweichungen: *Citellus pygmaeus* (Tab. 7).

Cricetidae:

Hesperomyinae: Beträchtliche intergenerische Schwankungen. Die relativ große *Neotoma* braucht bis zur Geburt rund 34, bis zum Augenöffnen ca. 49 Ontogenese-Tage, *Peromyscus* 24 bzw. 37 und *Reithrodontomys* nur 22 bzw. 30. Abweichungen: *Sigmodon* (27 bzw. 29).

Cricetinae: Recht einheitlich sind die einander nahestehenden, aber in Körpergröße sehr unterschiedlichen Gattungen *Cricetus, Mesocricetus, Cricetulus.* Geburt nach etwa 18, Augenöffnen nach rund 32 ontogenetischen Tagen. — Die lange Tragzeit von *Mystromys* ist nicht gesichert (Roberts 1951).

Microtinae: s. oben

Gerbillinae: Große Einheitlichkeit zwischen den 7 bekannten Gattungen. Geringe Schwankungen des Geburtstermins etwa um den 23. und des Augenöffnens um den 40. Ontogenese-Tag.

Muridae:

Murinae: Zwischen und innerhalb den wenigen bekannten Gattungen sind besonders im Geburtstermin nur geringe Streuungen festzustellen. *Acomys, Rattus, Apodemus, Mus* und *Micromys* benötigen bis zum Augenöffnen durchschnittlich 38, 37, 35, 33 und 30 Ontogenese-Tage, die Geburt erfolgt zwischen 20 und 22. Tag. — Der Geburtstermin von *Acomys* fällt völlig aus dem Rahmen. *Rattus (Praomys) morio*

ist bereits als Abweichung anzusehen (Eisentraut 1961). Die 42tägige Tragzeit von *Cricetomys gambianus* (Grassé 1955) bezweifle ich stark, da die Art Nesthocker gebiert, die eine *Rattus* entsprechende Entwicklung durchmachen (Bourlière 1948); (vielleicht kam die hohe Zahl durch zwei Tragzeiten von je 21 Tagen zustande, zwischen denen ein nicht beobachteter schnell zugrunde gegangener Wurf und eine post-partum-Brunst lag).

Überblicken wir die obigen Daten und die in Tab. 7, so fallen uns nicht nur 1. die einheitlichen Entwicklungszeiten bis zu Geburt und Augenöffnen innerhalb systematischer Gruppen auf, sondern auch 2. daß die Dauer der gruppenspezifischen Tragzeit weniger variabel ist als die der zugehörigen Postembryonalentwicklung. Mit anderen Worten: wenn die Dauer der Ontogenese durch Umwelt oder Körpergröße usw. beeinflußt wird, dann eher nach der Geburt (Verzögerung, Beschleunigung) als davor (Verlegung des Geburtstermins).

Gegen diese Feststellung gibt es nur scheinbare Widersprüche. So geht z. B. mit der weit über dem Microtinendurchschnitt liegenden Tragzeit von *Ondatra* auch eine absolute Verlängerung der Ontogenese einher, denn das Augenöffnen erfolgt (zufällig?) zum gleichen Termin wie bei den anderen Gattungen. Bei *Sigmodon* (S. 212) dagegen ist die Gesamtentwicklung ungeheuer beschleunigt, der Geburtstermin kaum verlegt, während *Acomys* eine normale gruppenspezifische Entwicklungszeit mit extrem verlegtem Geburtstermin hat.

Beim Schritt in die nächst höhere systematische Kategorie, die *Unterordnung,* müssen wir, bedenkt man die Verhältnisse unter den verwandten Familien, eine bedeutende Streuung erwarten; trotzdem werden sich gut abgegrenzte Gruppenspezifica herausstellen.

Die *Sciuromorpha* haben zwischen 23 und 45 Tagen schwankende Tragzeiten, durchschnittlich 30 bis 35 Tage. Für die Augenöffnung ergibt sich ein Mittel von 26 bis 28 Tagen; folglich dauert die Ontogenese bis zum AÖ.-Termin also 55 bis 60 Tage. Die Sciuromorpha sind extreme Nesthocker mit einer durchschnittlichen Wurfgröße von schätzungsweise 5 Jungen. Ihre Verbreitung ist, mit Ausnahme Australiens, kosmopolitisch. Von steppenbewohnenden Wühlern bis zu baumlebenden Formen des tropischen Urwaldes variieren ihre Typen[8].

Die *Castorimorpha* besitzen nur eine rezente, für Nagerverhältnisse dem Wasserleben äußerst angepaßte Gattung *Castor* mit zwei Arten. Die Ontogenese ist höchst ungewöhnlich. Nach 128 Tragzeittagen kommen durchschnittlich 3 Junge zur Welt, die sich mit geöffneten Augen, einem kurzen Pelz und einer KRL von ca. 40% der adulten als Nestflüchter erwiesen. Aber es sind „unfähige Nestflüchter", erst nach etwa 6 Wochen verlassen sie das Nest, beherrschen das Schwimmen und nehmen Beikost auf. Bis ins dritte Lebensjahr bleiben sie bei den Alten und pflanzen sich normalerweise erst im 4. Lebensjahr fort, in dem auch die sehr lang dauernde Dentition abgeschlossen ist (Hinze 1950).

Myomorpha: Die Tragzeiten liegen zwischen 16 und 42, der Durchschnitt bei 23 Tagen, das Augenöffnen bei 13 Tagen. Die Ontogenese bis zum AÖ.-Termin benötigt rund 34 bis 38 Tage. Es sind Nesthocker mit schätzungsweise durchschnittlich 5 Jungen pro Wurf. Als überwiegend landlebende Kosmopoliten haben sie fast alle Lebensräume erobert.

Caviomorpha: Bisher nur Nestflüchter bekannt, die — durchschnittlich etwa 3 pro Wurf — nach relativ langen, zwischen 68 *(Cavia)* und 209 *(Erethizon)* Tage schwankenden Tragzeiten geboren werden und anscheinend allgemein sehr rasch von den Alten unabhängig werden. Entstanden in Südamerika, heute nur in der Neuen Welt

[8] Eine Charakterisierung der Ctenodactyloidea, Pedetidae und Anomaluroidea erübrigt sich hier.

verbreitet. Relativ große Formen in verschiedenen Lebensräumen, der Anteil extremer Wühler und vorwiegend unterirdischer Formen ist aber relativ gering (S. 222).

Hystricomorpha: 7 altweltliche Gattungen. Auch hier nur Nestflüchter bekannt, was zusammen mit vielem anderen für eine, in ihrem Grad aber noch sehr umstrittene, Verwandtschaft mit den Caviomorpha spricht (THENIUS/HOFER 1960).

B. Abweichungen

Auf einige Abweichungen wurde im obigen Kapitel schon hingewiesen. Ihre Zahl ist gering. *Citellus pygmaeus* wird mit 7 bis 8 Tagen schon sehend und kann mit 20 Tagen selbständig leben (OGNEV 1959), es ist die stärkste Abweichung unter den Sciuromorpha. Das Flughörnchen *Pteromys* öffnet schon mit 16 Tagen die Augen, unterscheidet sich damit klar von seinem nordamerikanischen Vetter *Glaucomys*. Formen mit abgekürzter Nesthockerzeit sind die relativ kleinen Hesperomyinen *Oryzomys palustris* und *Reithrodontomys* (Tab. 7). Die ebenfalls kleine Form *Onychomys* dagegen ist mit 19 Tagen sehr lange blind und trägt 32 Tage. — *Ondatra* mit längerer Tragzeit und *Phenacomys longicaudus* als ausgeprägter Nesthocker weichen von der Microtinen-Norm ab. Die sehr kleine *Micromys minutus* mit kurzer und *Rattus (Praomys) morio* mit relativ langer Ontogenese weichen etwas vom Gros der Murinae ab.

Größe und Anzahl der Abweichungen sind also gering. Um so erstaunlicher ist, daß es mit *Acomys, Sigmodon* und anscheinend auch *Nyctomys* einige Aberrationen gibt, die wir schon als Ausnahmen bezeichnen müssen (s. unten).

Zurückblickend können wir, eingedenk der wenigen Abweichungen und Ausnahmen feststellen, daß die ontogenetischen Daten in allen Nager-Kategorien einen großen systematischen Wert besitzen. BENAZZI (1933) hat diesen Wert für die Säugersystematik schon an der einfachen Nesthocker-Nestflüchter-Einteilung aufgezeigt, ohne den Zeitmaßen der Ontogenese nachzugehen, für die damals viel weniger Angaben verfügbar waren, so für Nager z. B. 27 Tragzeitdaten gegenüber mehr als 130 in Tab. 7.

C. Ausnahmen

Zu den Nestflüchtern *Acomys, Sigmodon* und *Nyctomys* gibt es innerhalb ihrer systematischen Einheiten keine vermittelnden Ontogenesetypen. Zwar können sie noch entdeckt werden; aber häufig sind sie sicher nicht, und eine Lücke wird wohl immer bleiben. — Die Frage ist nun, ob sich an Lebensweise, Lebensraum, Körperbau und Verbreitung dieser ihren systematischen Einheiten eindeutig zugehörenden Formen Faktoren finden lassen, die einer Tendenz zum Nestflüchter einen positiven Selektionswert geben könnten.

Acomys. In 27 (wohl nur z. T. „guten") biologisch kaum erforschten Arten durch Steppen und Wüsten vom unteren Indus durch SW-Asien und Afrika bis zum Kapland (ALLEN 1939, ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951) verbreitet. Zusagende Lebensräume scheinen in Afrika nur im NW und SW nicht besetzt zu sein. Die Kopfrumpflänge schwankt zwischen 7 und 13 cm, die Schwanzlänge ist meist etwas geringer, selten größer. Der Körper ist bedeutend schwerer und massiger als der etwa gleich großer Formen, z. B. *Apodemus*. Die Stachelareale am Rücken sind verschieden groß. Der Hinterfuß ist relativ kurz. Allgemein ist der Körperbau wie bei allen Murinae als weitgehend unspezialisiert zu bezeichnen. — Nur für wenige Arten sind die Biotope beschrieben; immer sind es Felsspalten in heißen trockenen Gebieten. Die höchsten Fundorte liegen in etwa 1000 m ü. d. M. in Kenia. Die Nahrungsansprüche sind gering: Schnecken, Arthropoden, Pflanzenteile und Samen scheinen die Hauptnahrung zu sein. Wahrscheinlich leben sie in den Felsspalten in kleinen lockeren Verbänden. Nester werden nicht gebaut. Die Hauptaktivität liegt in der Nacht. Unter guten Bedingungen scheint die Fortpflanzung das ganze Jahr — maximal 10 Würfe — möglich. Auf einen Wurf kommen 2—3

Junge. Erst eine kulturfolgende Form *A. c. cahirinus* (Flower 1932) ist bekannt. Die Zahl der Feinde und konkurrierenden Nager scheint gering.

Sigmodon (Svihla 1929, Meyer und Meyer 1944, Odum 1955, Wagner 1961). Das Verbreitungsgebiet der Gattung reicht von den südlichen USA bis nach Peru. 22 Arten. Der Körperbau — KRL ca. 18, SL ca. 11 cm — erinnert mit den kurzen Füßen und Ohren an eine übergroße Feldmaus; *Sigmodon* lebt aber mehr oberirdisch. Genauer erforscht ist nur *S. hispidus,* dessen Lebensraum vorwiegend relativ feuchte Niederungsgebiete, aber auch die Nähe von Wasserläufen in Savannen und Trockenwäldern sind. Schützende Bodenvegetation, besonders hohes Gras, ist überall wichtigstes Biotopmerkmal. Nahrung vorwiegend grüne Pflanzenteile. und Samen, auch Schnecken, Crustaceen usw. Nesthöhlen und Fraßplätze sind durch ein oberirdisches Gangsystem verbunden. Soziale Tendenz und massenhafte Vermehrung machen ihn als Kulturfolger in Zuckerrohr-, Mais-, Baumwoll- („Baumwollratte"), Viehweide- u. a. Anbaugebieten zu großen Schädlingen, deren Auftreten typischen Massenwechseln unterliegt (Meyer und Meyer 1944, Odum 1955). Die Fortpflanzung ist phänomenal: nach einer Tragzeit von 27 Tagen kommen durchschnittlich 5—6 behaarte und lauffähige Junge zur Welt, die nach spätestens 36 Stunden die Augen öffnen, das Nest mit 4—7 Tagen verlassen und, wenn nötig, mit 5 Tagen schon selbständig weiterleben können. Die Säugezeit dauert etwa 20 Tage. Bereits mit 30—40 Tagen sind die Weibchen geschlechtsreif. Jahreszeitlich bedingte Fortpflanzungspausen gibt es kaum, die Wurffolge ist entsprechend ziemlich dicht. Im Gegensatz zu *Acomys* baut *Sigmodon* echte Nester. Die durchschnittliche Lebensdauer im Freiland liegt unter einem Jahr. Auch erbbedingt scheint sie, entsprechend der Fortpflanzungsleistung und explosiven Entwicklung, nicht sehr lang zu sein. — Die Zahl der natürlichen Feinde — vorwiegend Schlangen, Raubvögel, kleine Raubtiere — ist groß.

Nyctomys: Es ist unsicher, ob sie ein echter Nestflüchter ist. Nach mündl. Mitteilung von Herrn Prof. Pohle, Berlin, bekam ein mit einer Bananensendung nach Deutschland gekommenes Pärchen Junge, die bei der Geburt schon behaart waren; nicht bekannt ist, ob sie auch schon offene Augen hatten. Damit in Einklang steht der Fund Wagners (1961) von zwei fast ausgetragenen Feten von 6 cm KRL (Erwachsene etwa 24 cm) bei einem Wildfang. *N.* ist mit nur einer kaum erforschten Art: *sumichrasti* zwischen Mexiko und Panama verbreitet. Sie lebt in Bäumen des tropischen Feuchtwaldes und baut ihre freistehenden Eichhornkobel ähnliche Nester in die höchsten Wipfel. Sie scheint überwiegend pflanzliche Nahrung aufzunehmen. Der Körperbau (z. B. Hinterfuß) zeigt Anpassungen ans Baumleben (Hall und Kelson 1959).

3. Diskussion der Befunde

Vergleicht man die äußerst unterschiedlichen Lebensbedingungen der drei Formen mit denen ihrer Verwandten, so läßt sich nichts finden, warum gerade bei ihnen der hohe Reifegrad der Jungen Anpassungswert haben soll, es gibt nämlich viele nesthockende Formen, die unter ganz ähnlichen Bedingungen leben. Bedenken wir, daß die drei Gattungen Ausnahmen sind, wenngleich starke Streuungen z. B. bei den Hesperomyinae nicht übersehen werden dürfen. Die Einheitlichkeit der Ontogenesetypen innerhalb systematischer Kategorien zeigt, wie konservativ diese Merkmale sind.

Positive Mutationen, die die Erbanlagen für die Verwirklichung einer ganz bestimmten Entwicklung betreffen, kann man sich nur in kleinsten Schritten vorstellen, da sie ein ungeheuer kompliziertes physiologisches Wirkungsgefüge erfassen.

Zusammenhänge zwischen den Streuungen der artspezifischen *Chromosomenzahl* in der Gattung *Acomys* (Matthey 1958) mit einer etwaigen größeren Streuung der Ontogeneseverhältnisse — wie es zwischen *dimidiatus* und *minous* angedeutet sein könnte — sind nicht anzunehmen, da in den ontogenetisch sehr einheitlichen Gattungen *Microtus, Meriones* und *Gerbillus* noch größere Unterschiede in der Chromosomenzahl vorkommen (Matthey 1958). — Die genetisch sehr streng fixierten ontogenetischen Faktoren sind auch physiologisch nur geringfügig zu beeinflussen, zumal beispielsweise die letzten auslösenden Ursachen der Geburten noch unbekannt sind (Slijper 1960). Durch Hormongaben ist nur eine geringe Tragzeitverlängerung möglich, wenn die Feten am Leben bleiben sollen, aber auch abgestorbene können nur wenig länger zurückgehalten werden. Verkürzungen der Embryonalzeit vertragen die Feten natürlich nur im kleinsten Bereich (Nelson, Pfiffner und Haterius 1930).

Es ist schwer zu sagen, welche Faktoren bei einer Tendenz zum Nestflüchtertum eine primäre Rolle spielen, z. B. die Jungenzahl und ihre Reduzierung. Sie scheint sekundär zu sein, da die primitiveren Formen der nestflüchtenden Caviomorphen relativ viele Junge haben. Es ist aber unwahrscheinlich, daß diese Vorgänge immer gleiche physiologische Ursachen haben und nach bestimmtem Schema ablaufen. Bei dem nestflüchtenden Macroscelididen *Elephantulus myurus jamesoni* z. B. wird die Festlegung auf die spezifische Jungenzahl auf ganz ungewöhnliche Weise erreicht: er ovuliert auf einmal je 60 Eier in jedem Ovar, aber nur eines in jedem Uterushorn kommt zur Entwicklung; *E. intufi* dagegen scheint nur ein Ei zu ovulieren und zu entwickeln (VAN DER HORST 1944).

Ebenso verwickelt wie die Probleme um das „Warum" (s. auch unten) und das „Wie" von Tragzeitverlängerung, Reduktion der Jungenzahl usw., ist das „Wann".

PORTMANN (1939, 1951), der das Nesthockertum bei Säugern (im Gegensatz zu den Vögeln) als primär, den Nestflüchter als sekundär erkannte, hat auch die Regel aufgestellt, nach der bei Säugern und Vögeln die Evolution des Ontogenesetyps einer Höherentwicklung der Cerebralisation voran- oder wenigstens mit ihr einhergeht. Einschränkungen dazu siehe bei KNOLLE (1959). Auch der morphologischen Differenzierung, also der Spezialisierung des Körperbaus, gegenüber ist die Cerebralisation sekundär (EDINGER 1950).

Wir wollen nachprüfen, ob die Evolution des Ontogenesetyps auch der körperlichen Spezialisierung vorausgeht. Zunächst ist festzuhalten, daß bei Placentaliern[9] körperlich spezialisierte Typen fast immer Nestflüchter sind (Ungulata, Pinnipedia, Cetacea usw.), wenig spezialisierte dagegen meist Nesthocker (z. B. viele Insectivora, Myo- und Sciuromorpha, Carnivora). Eine andere Frage ist, ob es auch unter Nestflüchtern Formen gibt, die relativ wenig und unter -hockern, die relativ stark spezialisiert sind. Zu den ganz seltenen Fällen der ersten Gruppe gehören bei den Nagern *Acomys, Sigmodon* und einige Caviomorphen, zu denen der zweiten Gruppe z. B. die Talpidae.

So läßt sich aus den drei Tatsachen, 1. daß der Nestflüchter der abgeleitete Zustand ist, 2. daß spezialisierte Formen bei Nestflüchtern die Regel, bei Nesthockern viel weniger häufig sind, und 3. daß es unter wenig spezialisierten Gruppen (Murinae, Hesperomyinae) schon Nestflüchter gibt, folgern: In der Regel ist in der Evolution der Placentalier der höhere Ontogenesetyp primär gegenüber der körperlichen Spezialisierung[10].

Offenbar hat die Evolutionsrichtung zum Nestflüchtertum auch bei Nagern einen positiven Selektionswert; die Reduktion der Jungenzahl kommt häufig erst bei höherer Spezialiserung — die ihrerseits wieder Anpassungswert hat — in Frage, denn die als primitiv anzusehenden *Octodon, Myocastor, (Cavia)* u. a. sowie *Sigmodon* haben Jungenzahlen, die dem Durchschnitt der nesthockenden Nager entsprechen (allerdings nicht *Acomys).*

Wenn wir die Schaffung des höheren Ontogenesetyps gegenüber der Spezialisierung als primär ansehen, dürfen wir auch erwarten, daß rezente nestflüchtende Gattungen bei ihrem ersten Auftreten (als solche Gattungen) schon diesem Typ angehörten. Es fragt sich, ob dieser Typ auch eine Evolution durchgemacht hat, oder spontan, etwa „typogenetisch", aufgetreten ist. Nach Erscheinen des Murinae-Zweiges an der Wende Mio-Pliozän ist schon in seiner Entfaltung im Pliozän die Gattung *Acomys* nachzuweisen (z. B. MATTHES 1962). *Sigmodon* ist an dem gegenüber den Murinae viel älteren Cricetidae-Zweig erst spät — frühestens im Pliozän — aufgetreten. — Bei den

[9] Völlig andere Verhältnisse herrschen bei Marsupialiern.

[10] Die man wohl überwiegend als transgredierende Spezialisierungen ansehen kann (REMANE 1956).

Lagomorpha sind die Leporinae erstmals im Pliozän erschienen und mit ihnen auch die nestflüchtende Gattung *Lepus* (MATTHES 1962).

Eine Evolution des Ontogenesetyps kann fossil kaum nachgewiesen werden[11], und rezente Übergangsformen zwischen Hockern und Flüchtern gibt es ja ganz wenig. Die Verhältnisse bei *Acomys* und *Lepus* lassen jedoch vermuten, daß diese Formen sich zum abgeleiteten Ontogenesetyp relativ *rasch* herausgebildet haben. Mit der Schaffung eines von der Norm völlig verschiedenen Typs (Ausnahmen) oder von Abweichungen (S. 207) bekommt die *Gruppe* Formen mit potentiellem positiven Selektionswert, und das viel eher, wenn sie wenig spezialisiert sind wie *Acomys* und *Sigmodon* und wie letztere eine ungewöhnliche Vermehrung haben.

Bedenken wir nun den Primat des höheren Ontogenesetyps vor der Spezialisierung und dessen konservativen Charakter, so finden wir vielleicht eine Erklärung, weshalb alle Caviomorpha — soweit bekannt — Nestflüchter sind, obgleich sie sehr unterschiedliche Formen, Lebensweisen und Lebensräume besitzen: ihre wenig spezialisierten, wohl von Paramyiden *(Rapamys)* herzuleitenden Stammformen *Platypittamys* u. a. waren auch schon Nestflüchter und hatten als solche höhere Anpassungschancen. WOOD und PATTERSON (1959) stellten sie zu den primitiven Octodontiden, deren bekanntester rezenter Vertreter *Octodon degus* ist, ein wenig spezialisiertes knapp rattengroßes Tier, das durchschnittlich mindestens 4 sehende, behaarte Junge zur Welt bringt (BREHM 1914, ZUCKERMAN 1952/53). Für nestflüchtende Stammformen spricht auch die Tatsache, daß selbst die dem unterirdischen Leben stark angepaßten Kammratten *(Ctenomys)* den abgeleiteten Ontogenesetyp angehören. So ist *Ct. peruanus* bei Geburt fähig zu laufen, zu fressen, wie die Alten zu rufen usw. (PEARSON 1959).

Daß in unspezialisierten Nestflüchtern eine starke Spezialisierungspotenz stecken kann, beweist die Entfaltung der Caviomorpha; sehr bald treten relativ große und hochbeinige Typen *(Eocardia, Neoreomys)* z. T. mit Zehengang *(Prodolichotis)* oder ganz dem Baumleben angepaßte Formen *(Steiromys)* auf.

Es ist interessant, daß sich die Großen und / oder Hochbeinigen bis heute in so großer Zahl erhalten haben. So besitzt gut die Hälfte der 45 rezenten Gattungen eine Kopfrumpflänge von mehr als 25 cm; ihnen gehören viele Läufer- und Schlüpfertypen (Cavioidea, Capromyidae) an. Der Anteil der Arboricolen ist mit rund 15 Gattungen (Erethizontoidea, einige Echimyidae) verhältnismäßig hoch, nicht aber der der wühlenden und ganz oder teilweise unterirdisch lebenden (verschiedene Octodontoidea, Extrem: *Ctenomys)* mit nur etwa 10 Gattungen, was mit der von Norden kommenden pleistozänen Invasion der dem Bodenleben bestens angepaßten Hesperomyinae — heute sind 38 ihrer 50 Gattungen rein oder teilweise südamerikanisch — gut zu erklären ist. Weniger erklärbar ist, warum sich die Cavioiden-Verwandtschaft vom Oligozän an in so vielen hochbeinigen Formen entfaltet hat. Daß das kurzbeinige Meerschweinchen *(Cavia)* von solchen Typen abzuleiten ist (THENIUS 1950), mag zeigen, daß Lebensräume für bodenlebende mehr sedentäre Säuger zu besetzen gewesen sind. Von den Hochbeinigen, deren rezentes Extrem *Dolichotis* (Mara) ist, sind sehr viele ausgestorben.[12]

Es ist durchaus denkbar, daß solche wenig spezialisierten oder einem bestimmten Lebensraum angepaßte Formen den höheren Ontogenesetyp schon bei der Herausbildung der heutigen Säugergruppen aus den Proto-Insectivoren erworben haben, so daß für Lebensräume, die eher Nestflüchter erfordern, auch besser Typen („Proto-Ungulaten", „Proto-Cetaceen") in Frage kamen, die vom Reifegrad der Jungen her schon geeignet waren.

[11] Es sei denn, man fände noch lebende oder ausgestorbene für unsere Belange wichtige Formen mit Embryonen oder Jungen, deren Entwicklungsgrad bestimmt werden könnte.

[12] *Dolichotis* hat sich aber bestimmt nicht zu einem Steppenläufer entwickelt, um die „Planstelle" der in Südamerika fehlenden Huftiere einzunehmen, wie KIRCHSHOFER (1960) meint, denn dolichotisartige Formen *(Prodolichotis)* gab es schon zu einer Zeit, da die endemische Huftierfauna Südamerikas (z. B. Litopterna, Notungulata) noch in voller Blüte stand. Außerdem haben Huftiere in Südamerika niemals gefehlt.

4. Ontogenesetyp und Verhalten

Die augenfälligen Verhaltensunterschiede zwischen den Ontogenesetypen sind allgemein bekannt, so bei vielen Flüchtern das verkümmerte oder fehlende Nestbauen, das Fehlen der Automatismen des frühen Nahrungserwerbs, rudimentäre oder verlorengegangene Brutpflegehandlungen usw. Es gibt noch manche derart korrelierte aber bisher wenig beachtete Verhaltensweisen, von denen ich einige für *Acomys* beschreiben will.

Ruhestellung: Auch im Ruhen hat die Stachelmaus das Bestreben, immer auf allen vieren zu bleiben. So tut sie dies im Stehen, im Hokken oder (mit angezogenen Beinen) im Liegen auf dem Bauch (Abb. 13). Nur Junge liegen beim Säugen zeitweise auf der Seite oder dem Rücken. Bei halb- oder vollerwachsenen *Acomys* wird dies niemals zu beobachten sein. Solches Verhalten ist mir von Nesthockern nicht bekannt, die aber ihrerseits besonders oft seitlich (auch eingerollt) oder auch auf dem Rücken zu ruhen pflegen, wofür das *Nest,* das ja bei *Acomys* fehlt (S. 223) mit seinen stützenden Wänden geradezu vorausgesetzt werden muß.

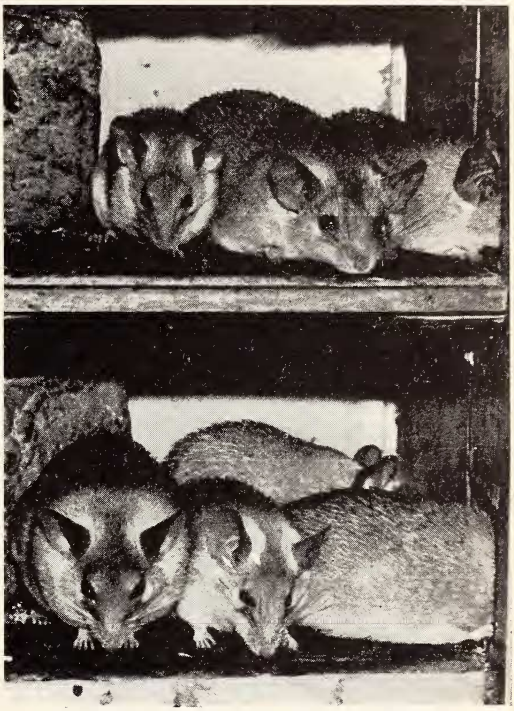

Abb. 13. Ruhestellungen von Acomys

Da es (z. B. bei Huftieren) noch andere Ruhestellungen gibt, kann man die von *Acomys* nur als bedingt typisch für Nestflüchter, aber als völlig untypisch für Nesthocker bezeichnen. – Mit der Tendenz alle Füße am Boden zu lassen, mag auch das selten zu beobachtende *Männchenmachen* zusammenhängen. Auch die Jungen können schon vom Tag der Geburt an wie die Alten ruhen, nur bei der *Säugestellung* liegen sie noch öfter auf dem Rücken, und die Mutter nesthockerartig über ihnen (Abb. 14a); aber schon vom dritten Lebenstag an kann man auch beobachten, wie sie im Hocken von der Seite her an der Mutter saugen (Abb. 14b) – ein Verhalten, das m. W. nur von nestflüchtenden Nagern beschrieben wurde, so von *Myocastor* (Klapperstück 1954), *Thryonomys* (Roberts 1951), *Cavia, Hystrix* u. a. Roberts weist darauf hin, daß bei Hystricomorphen die Milchdrüsen ziemlich hoch lateral stehen. Die jungen Stachelmäuse ziehen die sehr dehnbaren Zitzen bei dieser Stellung einfach zu sich her. *Dasyprocta-* (Brehm 1914) und *Dolichotis*-Kinder (Kirchshofer 1960) trinken ebenfalls seitlich; aber die Mütter hocken dabei nur auf den Hinterkeulen, also in einer zu den Huftieren überleitenden Stellung.

Größe und Reifezustand der Jungen bei der Geburt haben sich auch auf die *Gebärstellung* ausgewirkt, bei der das *Acomys*-♀ – bisher einmalig bei Nagern – *steht* (Abb. 14c und Dieterlen 1962). Der vorangehende Teil des Jungen legt sich in 90 % nach *hinten.* Dadurch kommt es vor, daß die Mutter sich zum Neugeborenen umdre-

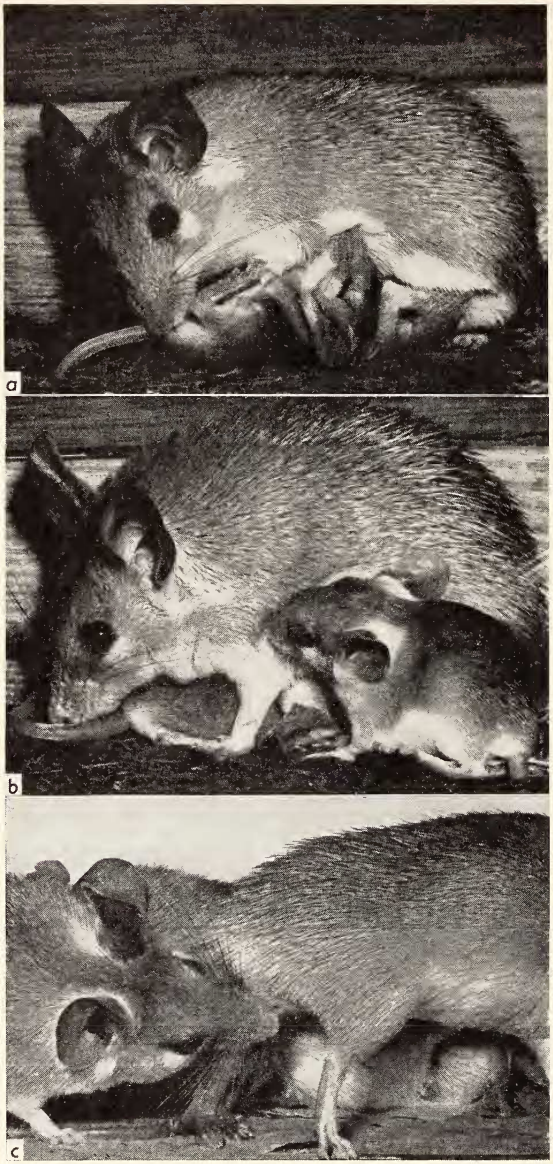

Abb. 14 a. Vier Tage alte Junge saugen noch im Liegen auf dem Rücken, aber auch schon im Hocken von der Seite her (b), c Gebärstellung und Geburtshilfe bei *Acomys* (Steißgeburt)

hen muß, um es abzulecken und abzunabeln. Die andern 10% der Jungen werden in einem der Hock-Gebärstellung der andern Nager angenäherten Stehen ausgetrieben, wobei sich der vorangehende Teil nach vorn unter den Bauch der Mutter legt. Erstaunlicherweise kommt die Stellung, die eine starke Abkrümmung des Geburtskanals erfordert, auch bei den große und typische Nestflüchter gebärenden *Myocastor* (Klapperstück 1954), *Pedetes* (Naaktgeboren und Vandendriessche 1962) und bei *Cavia* vor. Aber die Regel bei Nestflüchtern, sowohl bei allen Huftieren, ist das Gebären im Stehen oder Liegen nach hinten.

Mit Gebärstellung und -richtung mag es auch zusammenhängen, daß sich bei *Acomys* eine regelrechte *Geburtshilfe* entwickelt hat (Dieterlen 1962).

Gebärstellung, unterschiedliche Austreibung und die relativ lang dauernde Brutpflege zeigen *Acomys* verhaltensmäßig noch als Übergangsform zwischen Nesthocker und Nestflüchter.

Zusammenfassung

TEIL I

Da die Stachelmaus, *Acomys* (Murinae) unter den Muridae als Nestflüchter eine bisher einmalige Ausnahme ist, habe ich von 2 Arten, *A. cahirinus dimidiatus* und *A. minous* die Embryonalentwicklung mit der einer ihrer nächsten nesthockenden Verwandten, der Wanderratte *(Rattus norvegicus)* verglichen, zumal derartige Untersuchungen noch nicht gemacht wurden. Die Entwicklung der beiden *Acomys*-Formen unterscheidet sich ebenfalls ein wenig, aber deutlich.

Zur Verfügung standen 68 Embryonen aus 20 Tagesstadien zwischen dem 14. und 38. (letzten) Embryonaltag, die auf äußerlich sichtbare Merkmale untersucht und beschrieben wurden. Diese Entwicklungsstadien können mit entsprechenden von *Rattus* gut korreliert und die zeitlichen Unterschiede (Entwicklungstempo) festgelegt werden.

Im Gegensatz zu *Acomys* läuft die Fetalentwicklung von *Rattus* und den andern nest-

hockenden Murinae innerhalb von 22 Tagen, dem Termin ihrer Geburt, sehr schnell ab. Sie kommen zwar sehr unentwickelt, aber morphologisch und physiologisch geburtsreif zur Welt. Nach dieser Zeit liegt *Acomys* — für eine Geburt vollkommen unreif — gegenüber *Rattus* schon mehr als 5 *(dim.)* bzw. $3^1/_2$ *(min.)* Tage zurück. Der Abstand vergrößert sich noch auf $7^1/_2$ bzw. $5^1/_2$ Tage. Spätestens ab 20. Embryonaltag von *Rattus* werden die Entwicklungen ungleichartig, da *Rattus* für das Nesthockerleben reif gemacht wird. Nun aber wird der Abstand, bedingt durch die Entwicklung in verschiedenen Medien, über undeutliche, schwer korrelierbare Stadien wieder geringer. Im gleichen Tempo entwickelt sich *Acomys* bis zur Geburt nach 38 bzw. 36 Tagen weiter. Gleichförmigkeit der Fetalentwicklung und der Unterschied zu *Rattus* zeigen, daß die Ontogenese von *Acomys* von vornherein auf den Nestflüchtertyp angelegt ist. Man kann also nicht sagen, *Acomys* durchliefe das Nesthockerstadium im Mutterleib zu der Zeit, da die andern Murinae geboren werden. Er besitzt intrauterin nur vorübergehend einige Nesthocker-Merkmale. — Später, in der postnatalen Reifung von Verhaltensweisen ist nur noch teilweise ein Vorsprung von *Rattus* festzustellen.

Bei *minous* läuft die Entwicklung um zwei Tage rascher und kürzer ab als bei *dimidiatus*. Der Unterschied besteht wahrscheinlich schon von Anfang an. Es ist immerhin möglich, daß *Acomys*-Arten existieren, bei denen die Fetalentwicklung noch schneller verläuft und an deren Ende — vergleichbar *Sigmodon* (Cricetidae) — wenigstens ein Fast-Nestflüchter steht. Fraglich ist, ob es auch Stachelmäuse gibt, die zu den Nesthockern überleiten. — Neben individuellem Variieren der Entwicklung werden Untersuchungen an Nabelschnüren, Verteilung und Lage der Frucht usw. und einige Besonderheiten der *Acomys*-Embryonen mitgeteilt.

TEIL II

Zunächst wird auf die Einheitlichkeit und die wenigen Ausnahmen bei den Placentalier-Gruppen im Ontogenesetyp hingewiesen; sodann an Hand einer Tabelle mit Tragzeit- und Jugendentwicklungsdaten von Nagern spezifische Zeitmaße der Ontogenese für die systematischen Gruppen herausgestellt. Die wenigen Abweichungen und Ausnahmen bestätigen eine große Einheitlichkeit auch bei den Nagern und damit einen großen systematischen Wert der ontogenetischen Daten.

Ausnahmen unter ihrer (nesthockenden) systematischen Verwandtschaft stellen bei den Rodentia die den Myomorpha angehörenden nestflüchtenden Gattungen *Acomys, Sigmodon* (und wohl *Nyctomys)* dar; bei den Lagomorpha die Gattung *Lepus*. — Vergleicht man die äußerst unterschiedlichen Lebensbedingungen dieser drei Myomorphen miteinander und mit denen ihrer Verwandten, so läßt sich nichts finden, warum gerade bei ihnen der hohe Reifegrad der Jungen Anpassungswert haben soll. Mit der Schaffung eines von der Norm völlig verschiedenen Typs bekommt die Gruppe Formen mit potentiellem positiven Selektionswert und das viel eher, wenn sie wenig spezialisiert sind wie *Acomys* und *Sigmodon*.

Es wird gezeigt, daß in der Evolution der Placentalier der höhere Ontogenesetyp als primär gegenüber der körperlichen Spezialisierung angesehen werden kann und gefolgert, daß rezente nestflüchtende Gattungen auch schon bei ihrem ersten Auftreten Nestflüchter waren, ferner, daß eine Evolution des Ontogenesetyps, wenn überhaupt, nur sehr rasch abläuft.

Wenig spezialisierte Typen mit potentiellem positiven Selektionswert des Nestflüchter-Merkmals können „Stammformen" werden. So haben die Caviomorphen ihren Ontogenesetyp wohl nicht erst in den größeren und spezialisierten Formen erworben, sondern die ausgestorbenen Stammformen besaßen ihn auch schon. Nesthocker hat es in dieser Unterordnung vermutlich nie gegeben.

Zum Schluß wird noch bei *Acomys* auf einige vom Ontogenesetyp her bedingte Verhaltensweisen hingewiesen.

Summary

Part I

Foetal development of two species, cahirinus dimidiatus and minous of Acomys (Murinae), hitherto the only known precocious genus of the Muridae, had been compared with that of the close related nidiculous Rattus norvegicus and it was tried to correlate the different developmental phases. In comparison with Acomys the prenatal development of Rattus and some other Murinae goes off very fast. After 22 days when Rattus is born, the difference amounts already 5 (dimidiatus) resp. $3^1/_2$ days (minous) and later on about two days more. Then, because of the development under different conditions the space between Rattus and Acomys is diminished gradually. Prenatal development in minous (36 days) lasts shorter than in dimidiatus (38 days), but it also goes off faster, because there is no general difference in the state of the newborn. Equalness of fetal development and the differences to that of Rattus show that ontogeny of Acomys is fixed to the nidifugous type a priori.

Part II

Within the systematic groups of Placentalia there is a great uniformity concerning the nidiculous or nidifugous type. Same conditions in rodents and specific ontogenetical units of time for species, genera, families a. s. o. are pointed out by facts on gestation period and postnatal development which have a considerable systematic value. In all rodentia hitherto only three exceptions within their systematic group are known: the nidifugous genera Acomys, Sigmodon and probably Nyctomys. Comparing the extremly different conditions of life of these three Myomorpha with one another and with those of their relatives one cannot find an explanation for the adaptive value of the precociousness of their young. But by creation of a type completely deviating from the rule, the group gains forms with potential selective value and much sooner when they are few specialized like Acomys and Sigmodon. Such forms may become progenitors, possibly like the extinct ancestors of the recent Caviomorpha which all are and possible ever had been nidifugous. Finally some behaviour patterns related to nidifugous rodents are shown.

Literatur

Allen, G. M. (1939): Checklist of African Mammals; Bull. Mus. Comp. Zool. **83**, 1–763. — Angulo y González, A. W. (1932): The prenatal development of behavior in the albino rat; J. comp. Neurol. **55**, 395–432. — Asdell, S. A. (1946): Patterns of mammalian reproduction; Comstock Pub. Co., Inc., Ithaca, N. Y. 437 pp. — Assheton, R. (1905): On the foetus and placenta of the Spiny Mouse *(Acomys cahirinus)*. Proc. Zool. Soc. London II, 280–288. — Benazzi, M. (1933): L'evoluzione di un carratere biologico nei Mammiferi: la viviparità. Arch. Zool. Ital. Suppl. z. **19**, 1–83. — Bennet, J. H. & G. A. Gresham (1956): A gene for eyelids open at birth in the House Mouse; Nature **178**, 273–274. — Bourlière, F. (1948): Sur la réproduction et la croissance de *Cricetomys gambianus;* Terre et Vie, 45–48. — Boyer, C. (1953) Chronology of development for the Golden Hamster; J. Morph. **92**, 1–33. — Brehm, A. (1914): Tierleben, 4. Aufl., Bd. **11**, bearb. von L. Heck; Bibliogr. Inst. Leipzig und Wien. — Brink, van den, F. H. (1957): Die Säugetiere Europas; Verlag Paul Parey. — Dieterlen, F. (1961) Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar; Z. Säugetierk. **26**, 1–13. — Dieterlen, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus, *Acomys cahirinus;* Z. Tierpsychol. **19**, 191–222). — Dieterlen, F. (1963): Zur Kenntnis der Kreta-Stachelmaus, *Acomys cahirinus minous* Bate. Z. Säugetierk. **28**. — Edinger, T. (1950): Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase; Experientia **6**, 250–258. — Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse; Z. Morph. u. Ökol. **31**, 27–63. — Eisentraut, M. (1961): Gefangensschaftsbeobachtungen an *Rattus (Praomys) morio* (Trouessart); Bonn. Zool. Beitr. 12, 1–21. — Ellerman, J., & T. C. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758–1946; London, British Mus. Press. — Engländer, H. (1953) Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der Fledermäuse; Bonn. Zool. Beitr. **3**, 221–230. — Flower, St. S. (1932): Notes on the recent Mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom; Proc. Zool. Soc. London. — Flower, W. H., & R. Lydekker (1891): An introduction to the study of Mammals living and extinct. London. — Grassé, P. P. (1955): Traité de Zoologie, Tome **XVIII** Mammifères, Fasc. II; Paris. — Grimpe, G. (1917): Hyänologische Studien; Zool. Anz. **48**, 49–61. — Grimpe, G. (1923): Neues über die Geschlechtsverhältnisse der gefleckten Hyäne *(Crocotta crocuta* Erxl.); Verh. Deutsch. Zool. Ges. **28**, 78–79. — Hall, E. R., & K. R. Kelson (1959): The Mammals of North America; 2 vols. — Henneberg, B. (1937): Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte; In: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Begr. von F. Keibel; Jena. — Hensel, R. (1872): Beiträge zur Kenntnis der Thierwelt Brasiliens; Zool. Garten **13**, 76–87. — Hinze, G. (1950): Der Biber; Akademie-Verlag Berlin. — Hoesch, W. (1959 a): Zur Jugendentwicklung der Macroscelididae; Bonn. Zool. Beitr. **10**, 263–265. — Hoesch, W. (1959 b): Elefanten-Spitzmäuse in Freiheit und in Gefangenschaft; Natur u. Volk **89**, 53–60. — Horst, van der, C. J. (1944): Remarks on the systematics of *Elephantulus;* J. Mamm. **25**, 77–82. — Horstmann, E. (1960): Die postnatale Entwicklung der Kapillarisierung im Gehirn eines Nesthockers (Ratte) und eines Nestflüchters (Meerschweinchen); Anat. Anz. **106/107**, Ergänz. B. 405–410. — King, J. A. (1958): Maternal behavior and behavioral development in two subspecies of *Peromyscus maniculatus;* J. Mammal. 39, 177–190. — Kirchshofer, R. (1960): Das große Mara. Entwicklung eines Nagers zu einem Steppenläufer; Die Umschau **60**, 198–201. — Klapperstück, J. (1954): Der Sumpfbiber (Nutria); Neue Brehm-Bücherei H. **115**. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt. — Knolle, J. (1959): Über die Reifung des cerebralen Fermentmusters der Succinodehydrogenase in der Ontogenese von „Nesthockern" und „Nestflüchtern" (Portmann) bei Vögeln und Säugetieren; Z. Zellforsch. **50**, 183–231. — Krumbiegel, I. (1954): Biologie der Säugetiere. Agis Verlag Krefeld. —

Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldog-Fledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) Molossidae); Säugetierk. Mitt. 10, 116–124 — Matthes, H. W. (1962): Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit; Handb. Zool. 8, 28. Lfg., 11 (1), 1–198; Berlin. — Matthey, R. (1958): Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'evolution chromosomique; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 33, 253–297. — Mazak, V. (1962): Zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 (Mammalia, Microtidae); Acta Zool. Soc. Bohemoslov. 26, 77–104. — Meyer, B. J., & R. K. Meyer (1944): Growth and reproduction in the Cotton Rat, *Sigmodon h. hispidus* under laboratory conditions; J. Mamm. 25, 107–129. — Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer, 3. Aufl.; Jena. — Naaktgeboren, C., und W. Vandendriessche 1962): Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde I; Z. Säugetierk. 27, 83–110. — Nelson, W. O., J. J. Pfiffner & H. O. Haterius (1930): The prolongation of pregnancy by extracts of corpus luteum; Amer. J. Physiol. 91, 690–695. — Nevo, E. (1961): Observations on Israeli populations of the Mole Rat *Spalax e. ehrenbergi* Nehring 1898; Mammalia 25, 127–144. — Odum, E. (1955): An eleven year history of *Sigmodon* population; J. Mamm. 36, 368–378. — Ognev, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. Herausg. v. H. Dathe; Akademie-Verlag, Berlin. — Palmer, R. S. (1954): The Mammal Guide. Mammals of North America north of Mexico; Doubleday u. Comp. Inc, Garden City, N. Y. — Pearson, O. P. (1959): Biology of the subterranean rodents Ctenomys, in Peru. Mem. Mus. Nat. Hist. „Javier Prado" 9, 1–56. — Petter, F. (1961) Repartition géographique et écologique des rongeurs désertiques du Sahara occidental à l' Iran oriental; Mammalia 25, Sonderheft 1–222. — Portmann, A. (1939): Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem I, 49–66; II, Biomorphosis 1; I, 49–66; II, 109–126. — Portmann, A. (1942): Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit; Rev. Suisse Zool. 49, 169–185. — Portmann, A. (1951): Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger; Rev. Suisse Zool. 58, 427–434. — Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik; Akad. Verl. Ges. Geest und Portig Leizpig. — Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa; Johannesburg, Central News Agency. — Saller, K. (1927): Untersuchungen über das Wachstum bei Säugetieren (Nagern); Arch. Entwicklungsmech. 111, 453–592. — Sanderson, I. T. (1956): Knaurs Tierbuch in Farben; Säugetiere; Droemersche Verl. Anst. Th. Knaur Nachf., München, Zürich. — Scott, J. P. (1937): The embryology of the Guinea Pig; Am. J. Anat. 60, 397–432. — Slijper, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere; Handb. Zool. 8, 9 (9), 1–108; Berlin. — Starck, D. (1949): Ein Beitrag zur Kenntnis der Placentation bei den Macroscelididen; Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 114, 319–339. — Starck, D. (1955): Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage; Georg Thieme Verlag Stuttgart. — Starck, D. (1957): Über die Länge der Nabelschnur bei Säugetieren; Z. Säugetierk. 22, 77–86. — Svihla, A. (1929): Life history notes on *Sigmodon hispidus hispidus;* J. Mamm. 10, 352–353. — Svihla, A. (1932): A comparative life history study of the mice of the genus *Peromyscus;* Misc. Pub. Zool. Univ. Mich. 24, 459–463. — Thenius, E. (1950): Das Meerschweinchen — biologisch betrachtet; Österr. Zool. Z. 2, 414–422. — Thenius, E., und H. Hofer (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere; Springer Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg. — Völker, O. (1922): Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels *(Spermophilus citellus);* in: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Herausg. von F. Keibel; Gustav Fischer Verlag, Jena. — Wagner, H. O. (1961): Die Nagetiere einer Gebirgsabdachung in Südmexiko und ihre Beziehungen zur Umwelt; Zool. Jahrb. (Syst.) 89, 177–242. — Wirz, K. (1945): Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria; Acta anat. 20, 318–329. — Wood, A. E. (1955): A revised classification of the Rodents; J. Mamm. 36, 165–187. — Wood, A. E., & B. Patterson (1959): The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution; Bull. Mus. Comp. Zool. 120, 279–428. — A. Zahavi und J. Wahrman (1956): Chromosome races in the genus *Acomys* (Rodentia; Murinae); Bull. Res. Counc. Israel 5 B, 350, — Zimmermann, K. (1959): Über eine Kreuzung von Unterarten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas); Zool. Jahrb. (Syst.) 85, 283–300. — Zuckermann, S. (1952/53): The breeding seasons of mammals in captivity; Proc. Zool. Soc. London 122, 827–950.

Anschrift des Verfassers: Dr. Fritz Dieterlen, IRSAC, Lwiro, Bukavu, Prov. Kivu, Congo (L.)